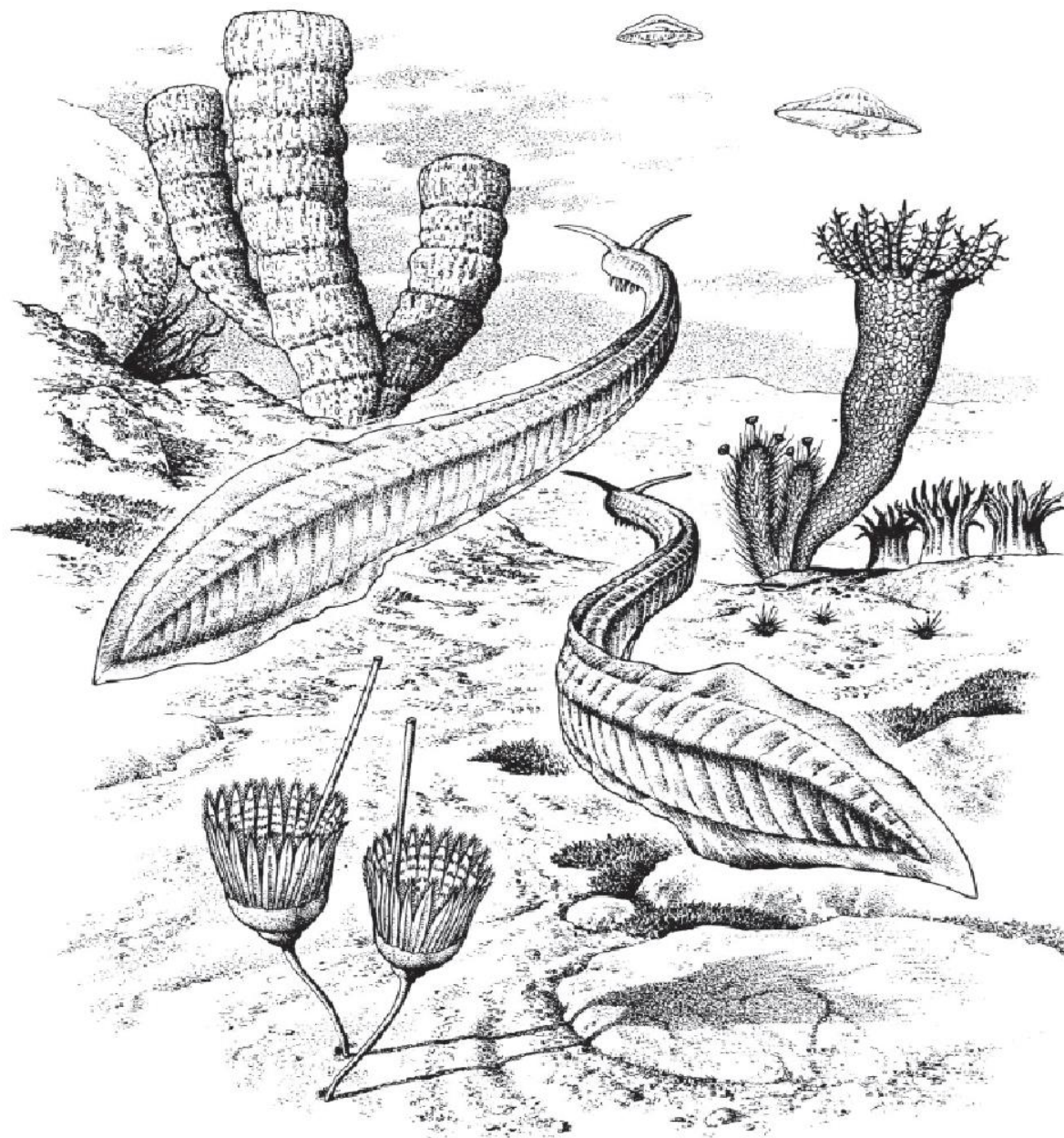


6.6 L'Origine dei Vertebrati



PHYLUM CHORDATA (Cambriano-Attuale)

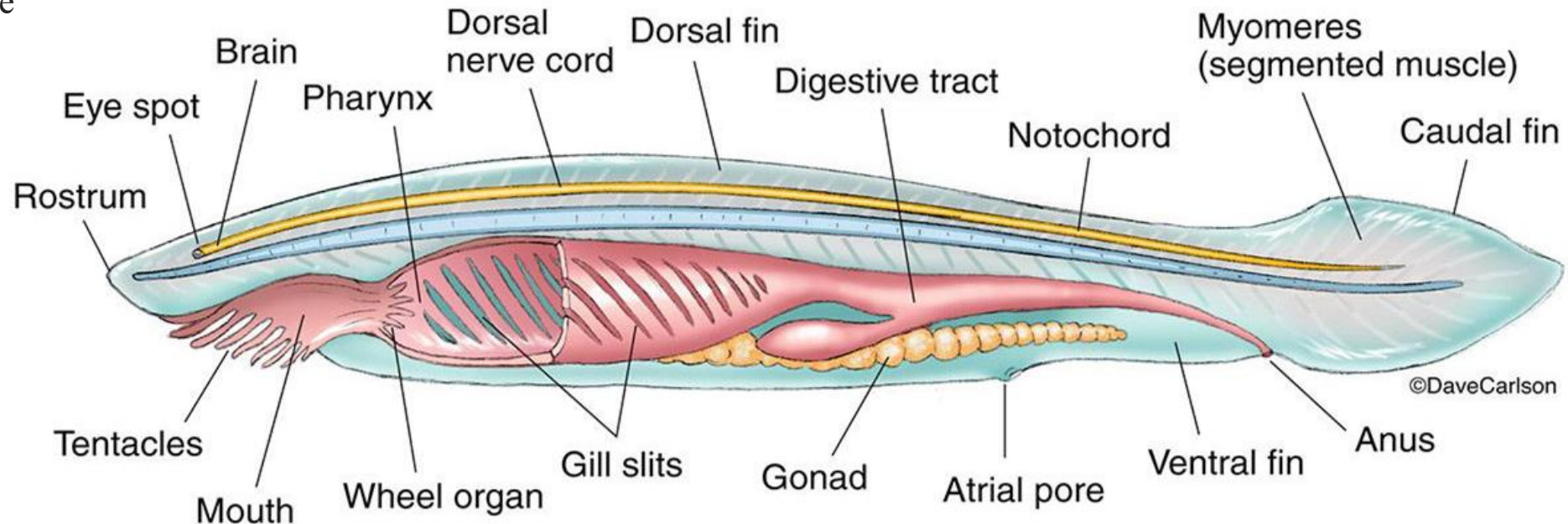
Anatomia generale

5 caratteri principali (sinapomorfie):

- Notocorda (struttura cartilaginea che si estende lungo il corpo).
- Cordone nervoso dorsale (sistema nervoso)
- Fessure faringee (es. branchie)
- Endostilo (organo di filtraggio che presiede all'alimentazione = tiroide nei vertebrati)
- Coda post-anale



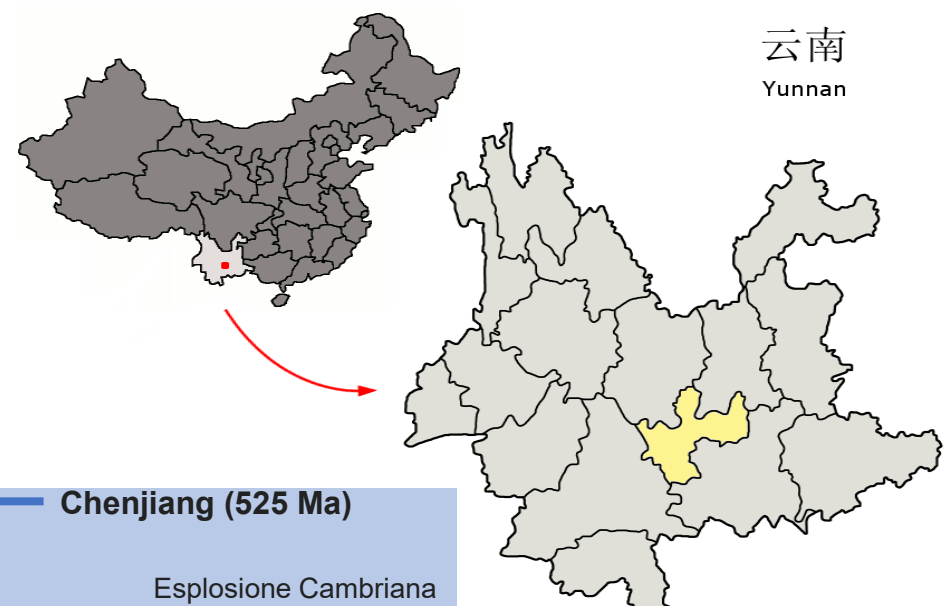
L'attuale anfiosso *Branchiostoma* (Cephalochordata) ben sintetizza le caratteristiche che doveva possedere un cordato basale, antenato dei primi vertebrati



Eonothem / Eon		Erathem / Era		System / Period		Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)	
Phanerozoic										358.86 ±0.19
Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian				372.15 ±0.46			
			Frasnian				382.31 ±1.36			
		Middle	Givetian				387.95 ±1.04			
			Eifelian				393.47 ±0.99			
		Lower	Emsian				410.62 ±1.95			
			Pragian				413.02 ±1.91			
			Lochkovian				419.62 ±1.36			
		Silurian	Pridoli					422.7 ±1.6		
			Ludlow	Ludfordian				425.0 ±1.5		
				Gorstian				426.7 ±1.5		
			Wenlock	Homerian				430.6 ±1.3		
				Sheinwoodian				432.9 ±1.2		
			Llandovery	Telychian				438.6 ±1.0		
				Aeronian				440.5 ±1.0		
				Rhuddanian				443.1 ±0.9		
	Ordovician	Upper	Hirnantian				445.2 ±0.9			
			Katian				452.8 ±0.7			
			Sandbian				458.2 ±0.7			
		Middle	Darriwilian				469.4 ±0.9			
			Dapingian				471.3 ±1.4			
		Lower	Floian				477.1 ±1.2			
			Tremadocian				486.85 ±1.5			
	Cambrian	Furongian	Stage 10				~ 491.0			
			Jiangshanian				~ 494.2			
			Paibian				~ 497.0			
		Miaolingian	Guzhangian				~ 500.5			
			Drumian				~ 504.5			
			Wuliuan				~ 506.5			
		Series 2	Stage 4				~ 514.5			
			Stage 3				~ 521.0			
		Terreneuvian	Stage 2				~ 529.0			
			Fortunian				538.8 ±0.6			

Origine dei cordati e dei primi vertebrati

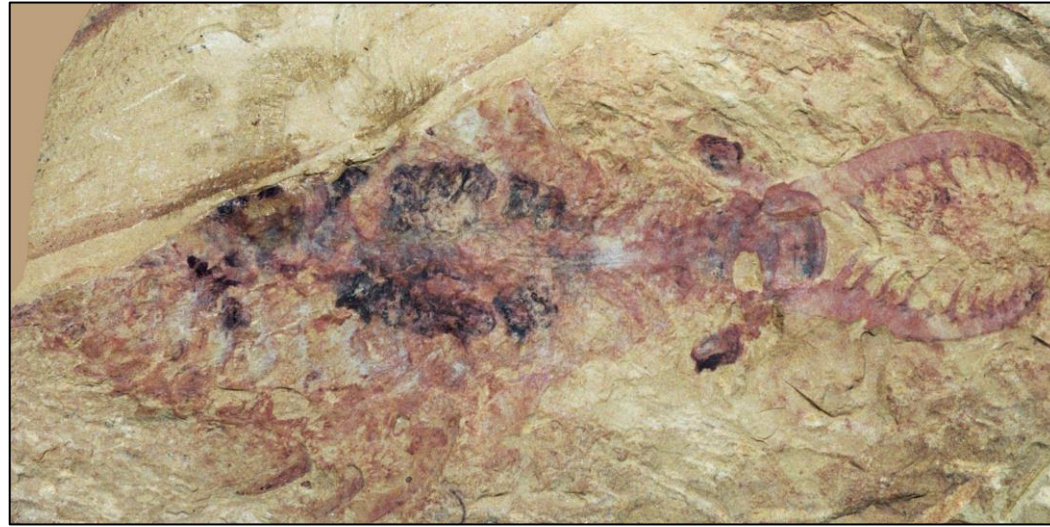
- I cordati più antichi sono stati trovati nel giacimento di **Chengjiang** (Yunnan, Cina) risalente al **Cambriano Inferiore (525 Ma)**, in piena Esplosione Cambriana.
- Il sito comprende sia fossili a corpo molle (alghe, metazoi medusoidi, cnidari, anellidi e vermi priapulidi) sia fossili con scheletro biomineralizzato (brachiopodi, spugne, echinodermi, trilobiti e altri artropodi), oltre a numerose forme problematiche.
- L'importanza del sito è dovuta però al fatto che, oltre ai **primi veri cordati** di affinità incerta, troviamo anche i **primi vertebrati** del record fossile.



Chengjiang: Note storiche

- I primi fossili di Chengjiang (trilobiti e altri artropodi) furono scoperti da Jaques Deprat e Henri Mansuy nel **1912**.
- Il Prof. Xianguang Hou dell'Università di Nanchino scoprì nel **1984** un'enorme quantità di fossili dal corpo molle perfettamente conservati.

"Specimens appeared as if they were still alive on the wet surface of the mudstone" - Prof. Hou



Anomalocaris



Hallucigenia

Chengjiang: Tafonomia

Chengjiang è un Konservat-Lagerstätte di soffocamento/obruzione, nel quale gli organismi sono stati sepolti *in situ* (fauna autoctona).

Caratteristiche tafonomiche:

- Morte per asfissia (da seppellimento e/o anossia del fondale)
- I fossili sono moderatamente compressi, appiattiti e paralleli ai piani di superficie (raramente in 3D).
- Il colore rosso-violaceo è dovuto a ossidi di ferro, prodotti dall'ossidazione della pirite (FeS_2) che si forma in ambiente anossico grazie a batteri anaerobi poco dopo il seppellimento.
- Le carcasse fungevano da substrato per i batteri ferro-riduttori.
- I fossili sono quasi perfettamente integri, indicando rapido seppellimento, assenza di trasporto e bioturbazione.



L'onicofores (velvet worm) *Microdictyon sinicum* (20 mm).

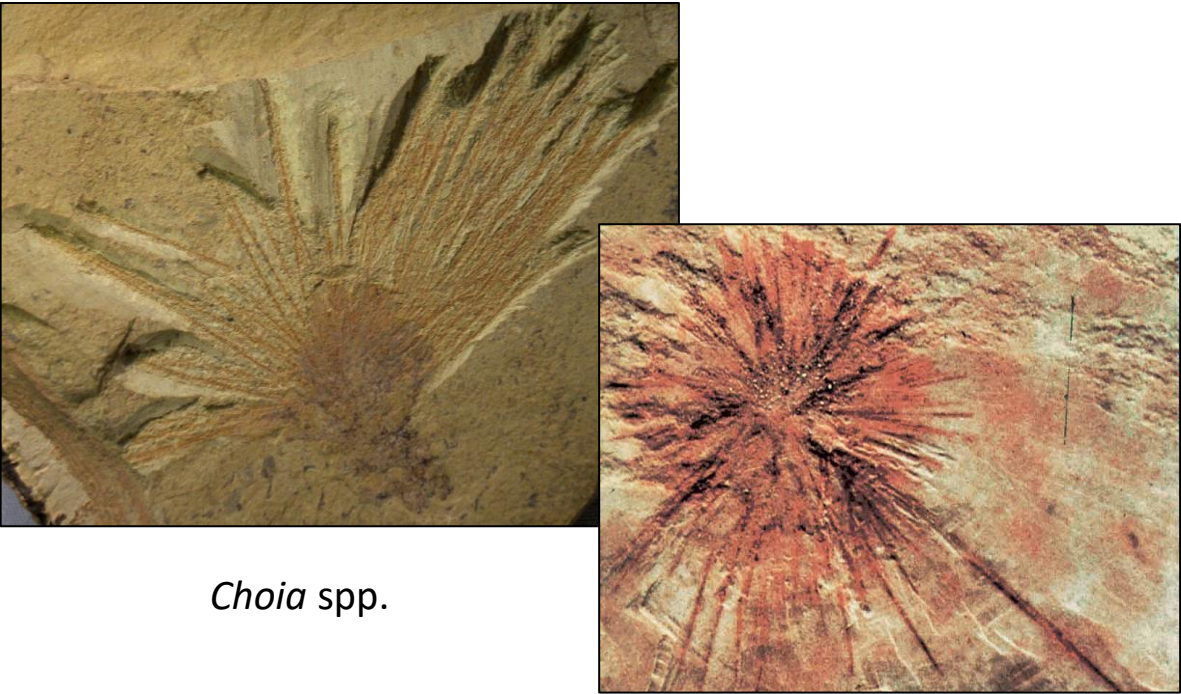


L'artropode *Leanchoilia illecebrosa* (27 mm).

Chengjiang: Paleobiologia

Phylum Porifera

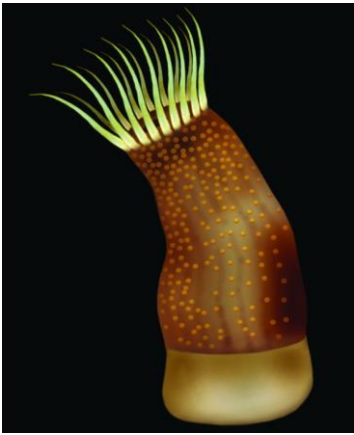
- Le spugne sono gli organismi più abbondanti della fauna di Chengjiang e il secondo gruppo per numero di specie (dopo gli artropodi).
- La maggior parte appartengono a Demospongiae (spugne dalle spicole silicee).



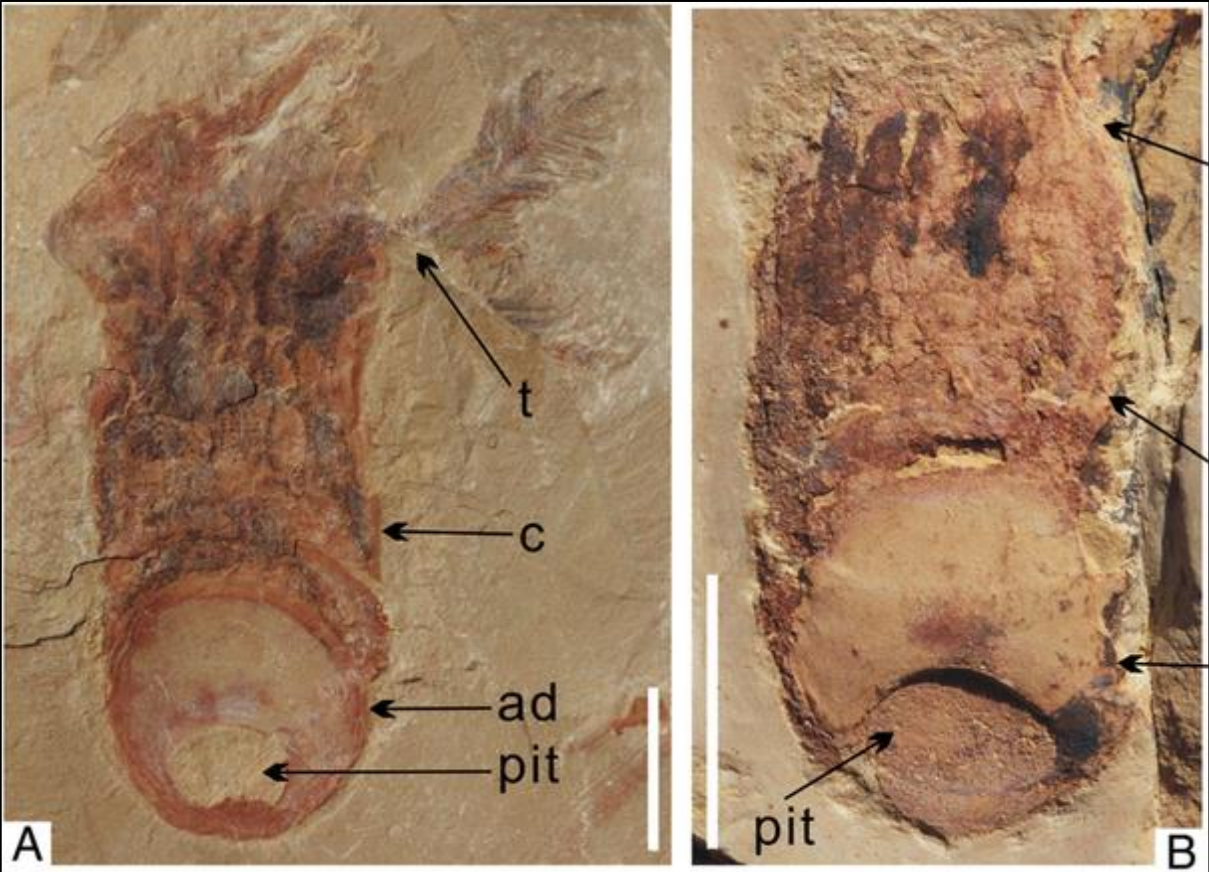
Choia spp.

Phylum Cnidaria

- Rappresentati da poche specie.
- Corpo molle con 16 tentacoli
- Simili agli attuali anemoni di mare.



Xianguangia sinica

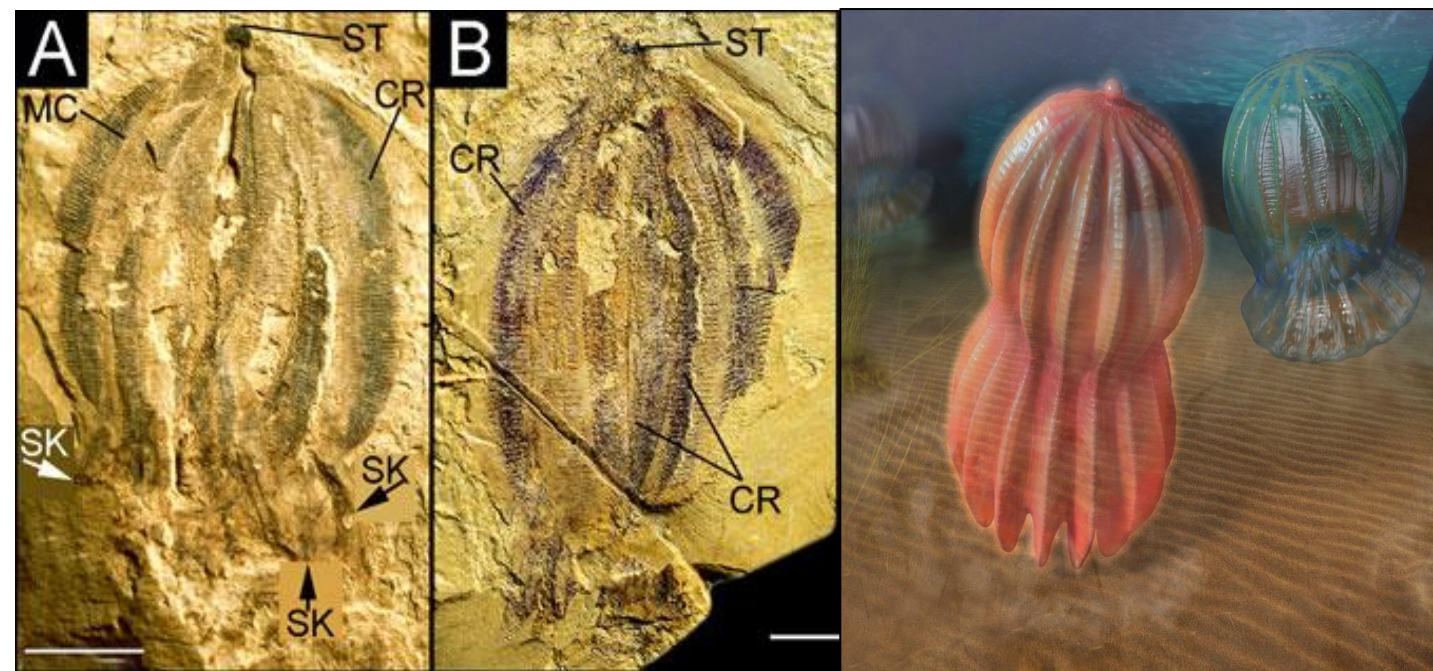


Invertebrati con conchiglia mineralizzata

- Sono presenti i **più antichi brachiopodi** del record fossile.
- Echinodermi (oloturie? crinoidi ?)

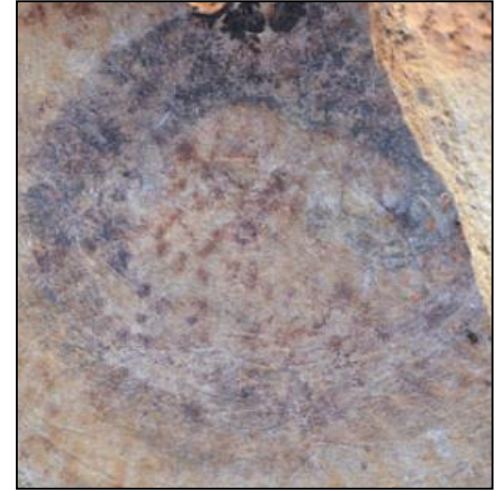
Phylum Ctenophora

- Pochissime specie dal corpo simile alle meduse, con 8 lobi petaloidi.



Maotianoascus

Heldonia (oloturia?)



Lingulella
(Brachiopoda)

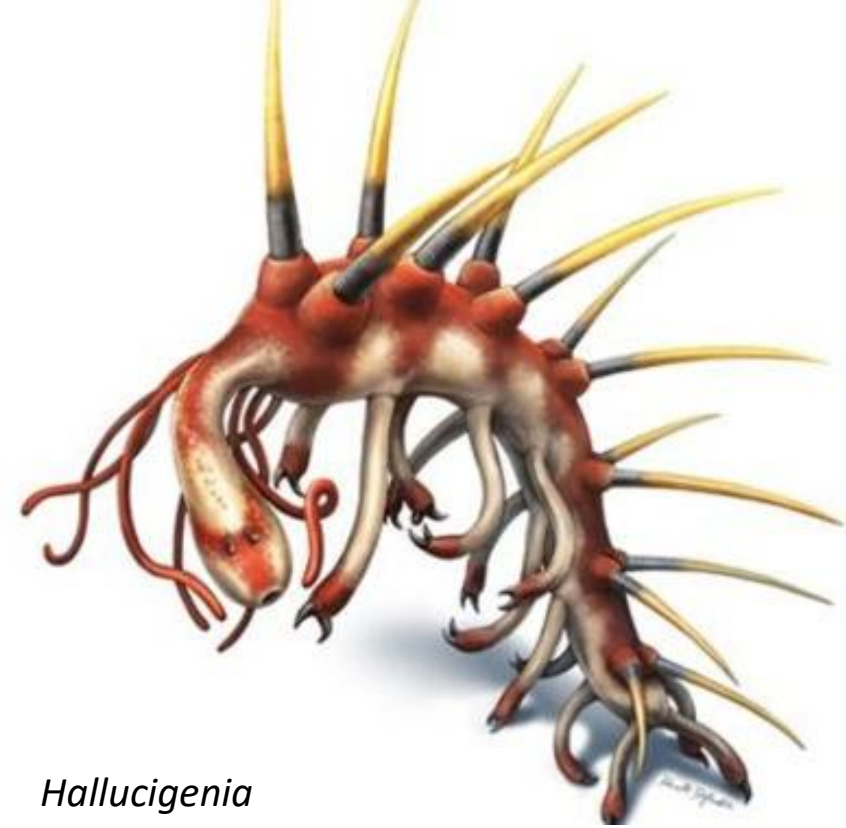


Un onicoforo odierno



Phylum "Lobopodia"

- Simili agli attuali onicofori (velvet worms; phylum Onychophora).
- Rappresentati da *Hallucigenia* (presente anche in altri siti) e *Microdictyon*.
- Esemplari completi indicano che alcune strutture presenti sul dorso servivano da protezione (ricostruzioni passate indicavano queste strutture come "pedicelli").



Hallucigenia

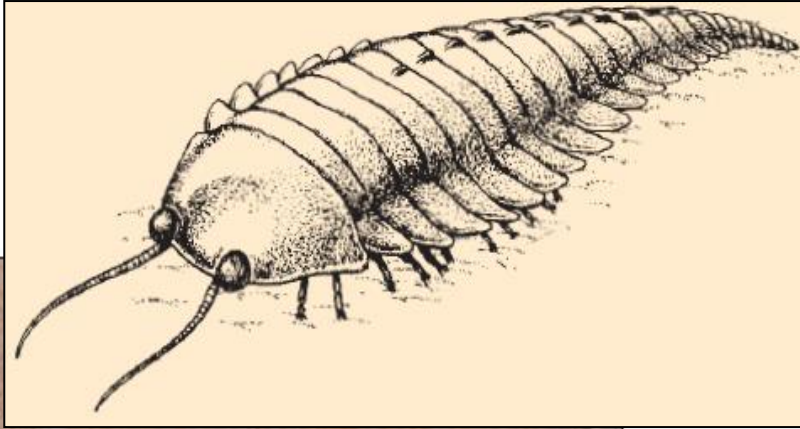


Microdictyon



Phylum Arthropoda

- Più di 60 specie tra chelicerati, crostacei e trilobiti.
- Sono il gruppo più diversificato.



Fuxianhuia (Chelicerata)

Naraoia (Trilobita)



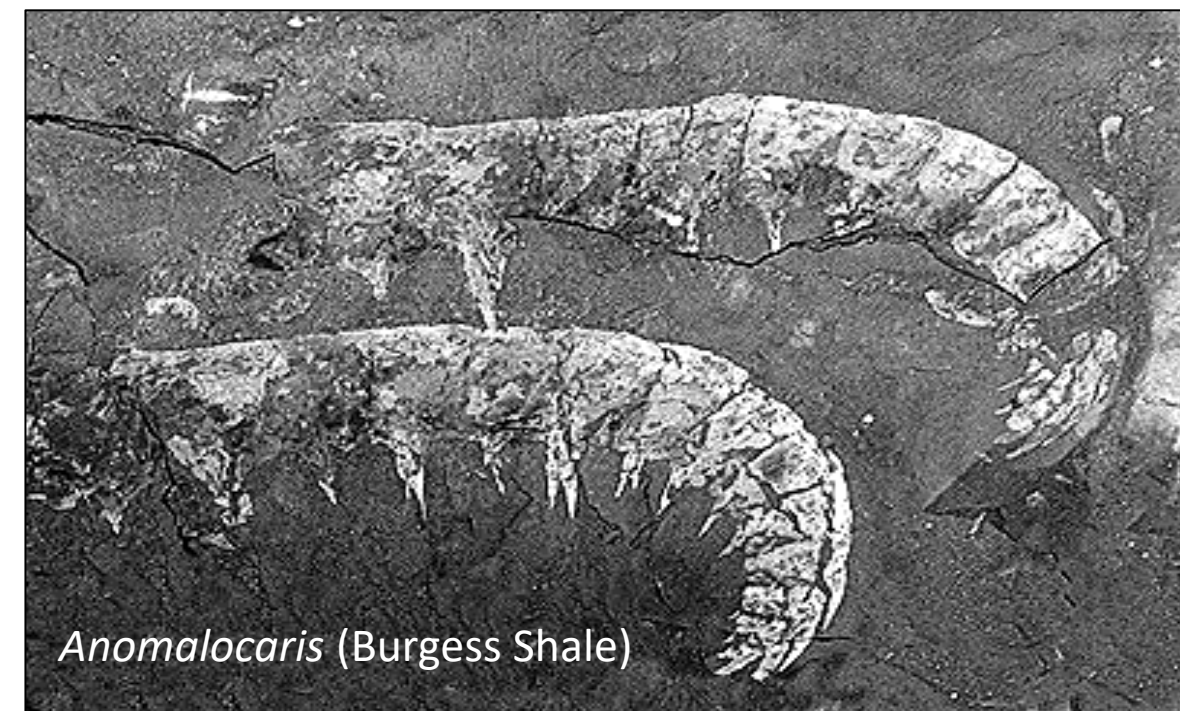
Canadaspis (Crustacea)

Chengjiang: Paleobiologia

Phylum Arthropoda

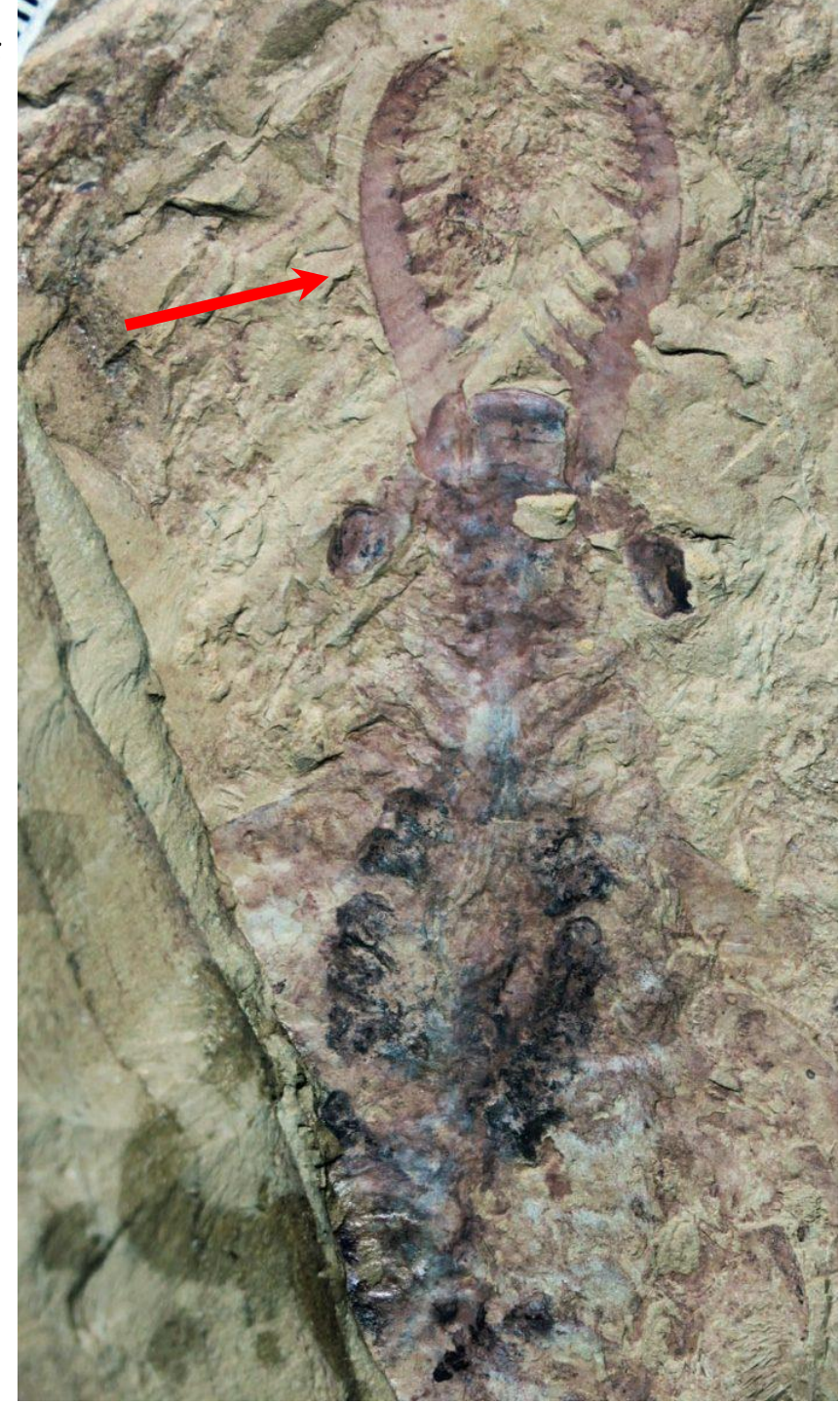
Superordine Anomalocaridida

- Esemplari incompleti scoperti per la prima volta in un altro sito cambriano (Burgess Shale, Canada) furono inizialmente considerati come "strani" organismi appartenenti ad un phylum a sé.



Anomalocaris (Burgess Shale)

Anomalocaris (Chengjiang)

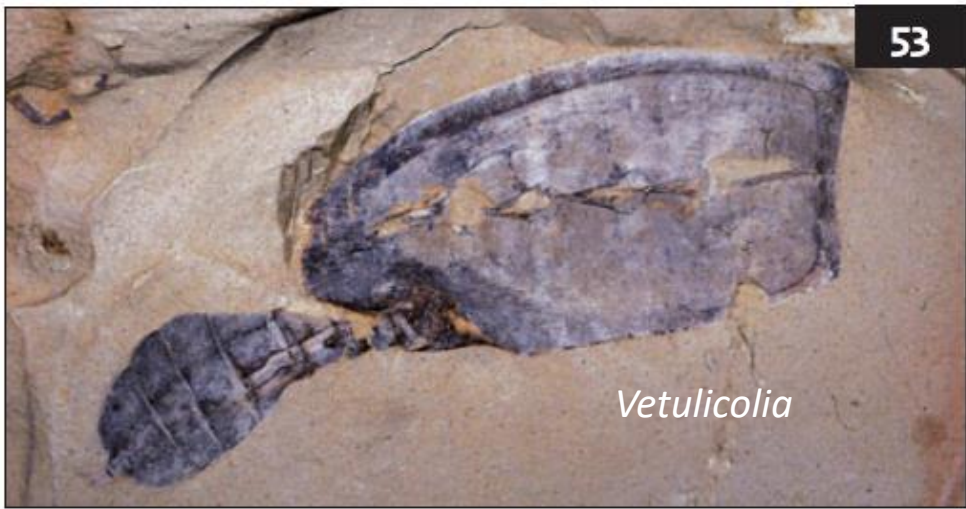
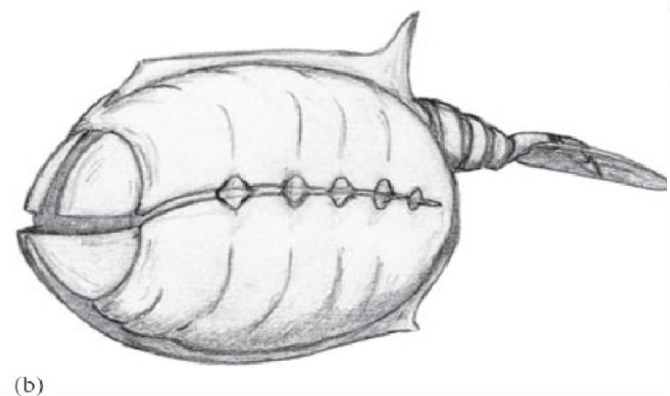


- Esemplari completi da Chengjiang suggeriscono invece che quei fossili erano in realtà appendici anteriori di un peculiare artropode estinto.



Phylum Chordata (?)

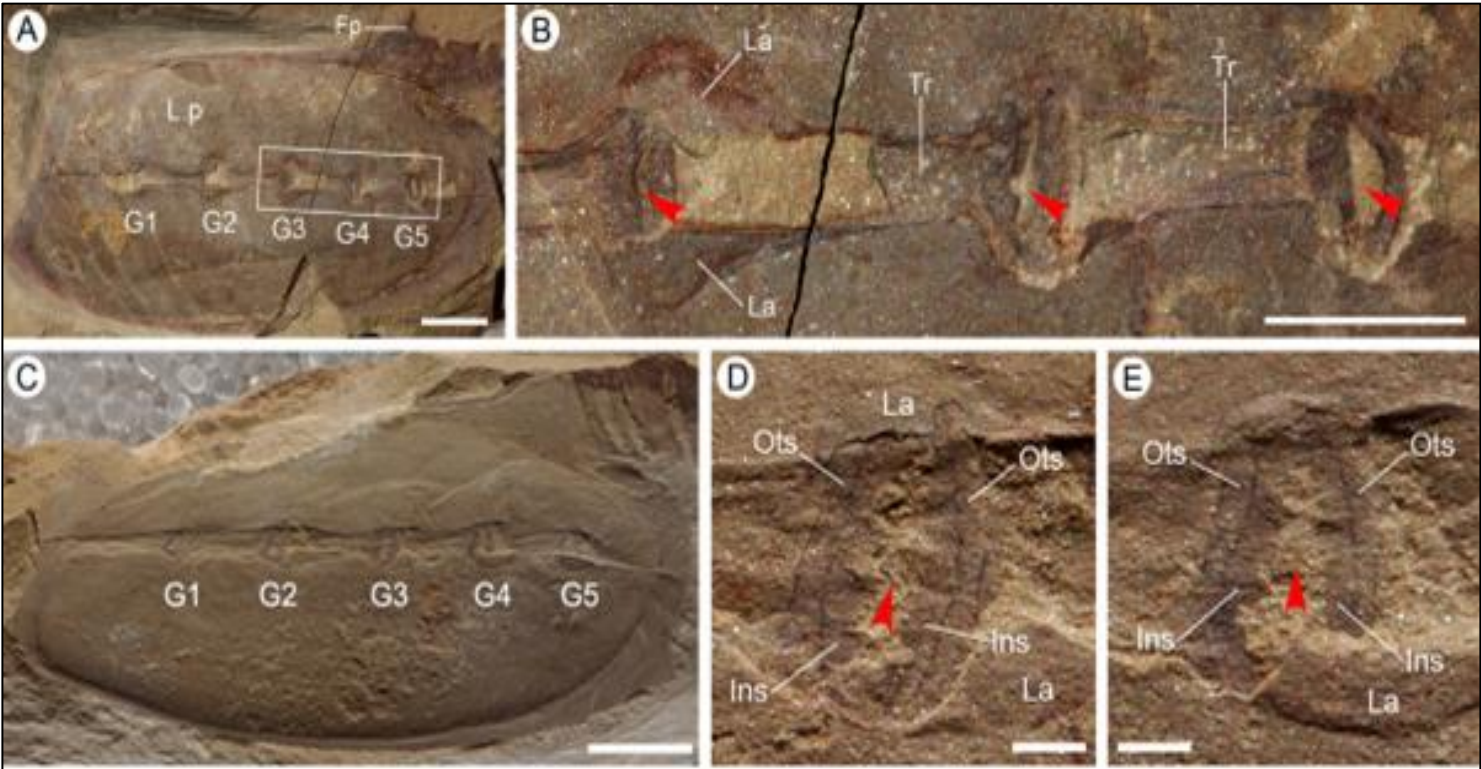
clade Vetulicolia



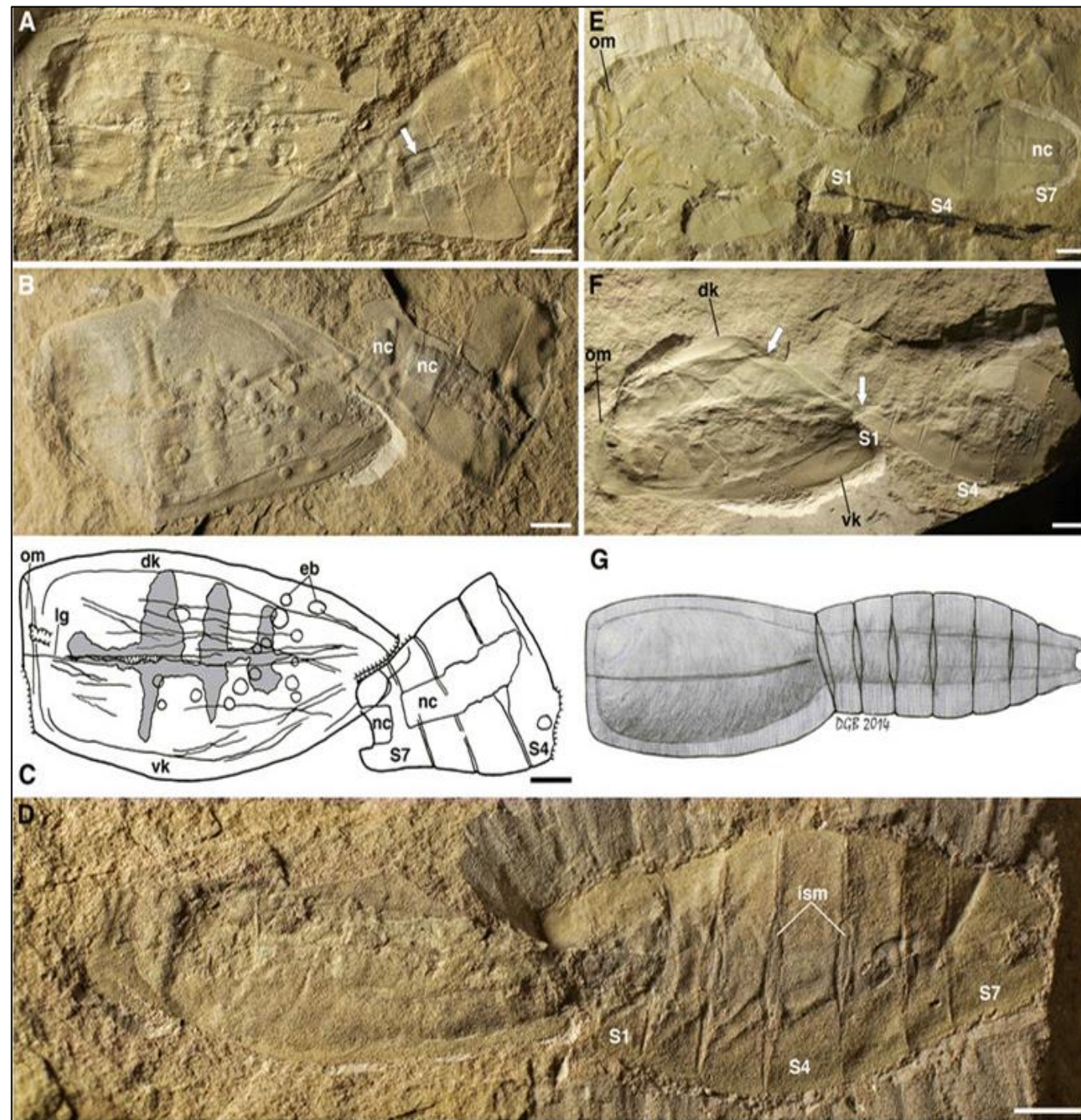
- Originariamente descritti come artropodi con arti perduti e branchie analoghe (non omologhe) ai deuterostomi.
- Sono sicuramente **deuterostomi** (vicini a emicordati, echinodermi e cordati).

La presenza di questi caratteri proverebbe la notevole vicinanza o (per alcuni) l'appartenenza ai cordati:

- **Fessure branchiali**
- **Possibile endostilo**
- **Possibile coda post-anale**
- Simmetria bilaterale
- Segmentazione dovuta alla presenza di miomeri?



- Inoltre, la recente scoperta di una possibile **notocorda** nel genere *Nesonektris*, avvalorerebbe l'ipotesi dell'appartenenza di questo clade ai cordati.



Chengjiang: Paleobiologia

Phylum Chordata (?)

clade Yunnanozoa

- Descritti nel 1996 come emicordati, insieme ai Vetuliacolia potrebbero rappresentare i primi veri cordati nel record fossile.

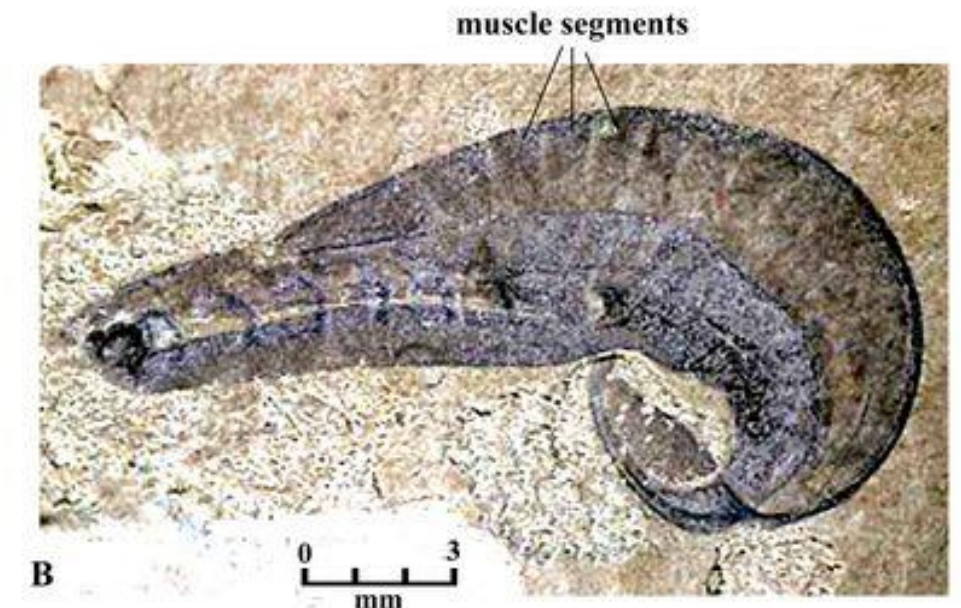
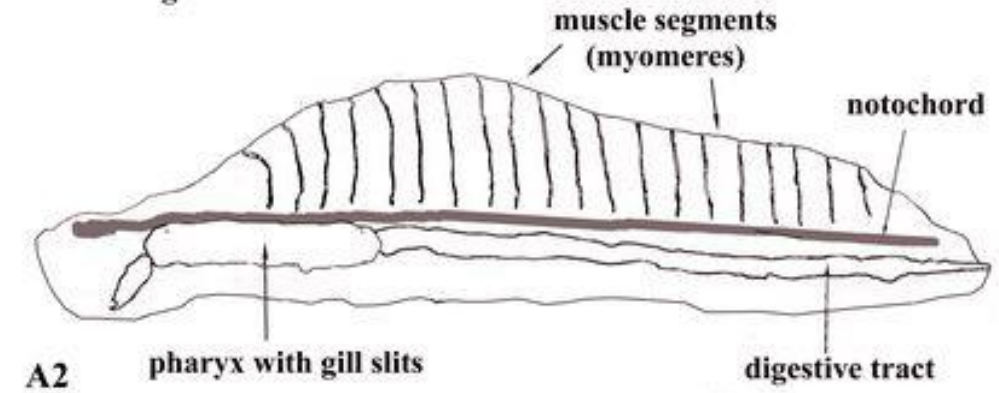
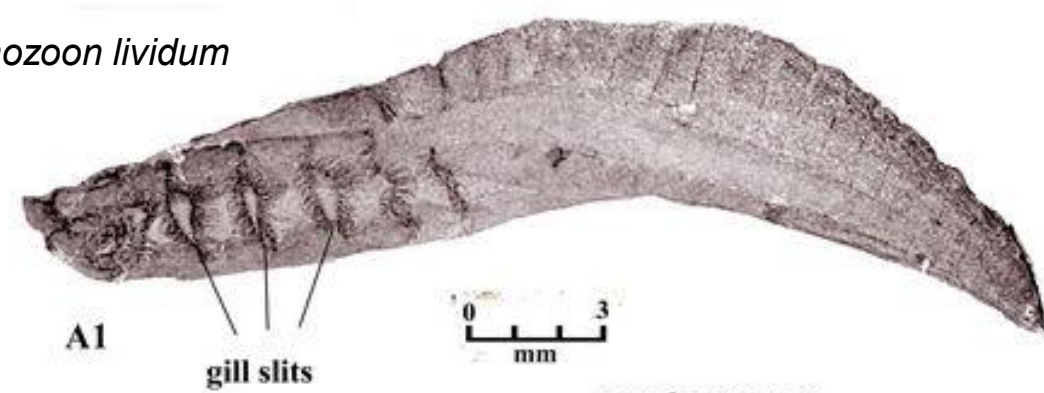
Caratteri da cordato:

- notocorda
- coda post-anale
- archi e fessure branchiali
- encefalo suddiviso

Altri caratteri:

- tubo digerente suddiviso in esofago, sezione spirale e intestino
- miomeri a S

Yunnanozoon lividum



Vetulicolia e Yunnanozoa: ipotesi filogenetiche

- Le loro affinità sono incerte, in quanto i alcuni studi li collocano alla base dei deuterostomi o di Chordata, altri studi come sister di Urochordata o Cephalochordata, altri addirittura come sister dei vertebrati veri e propri.

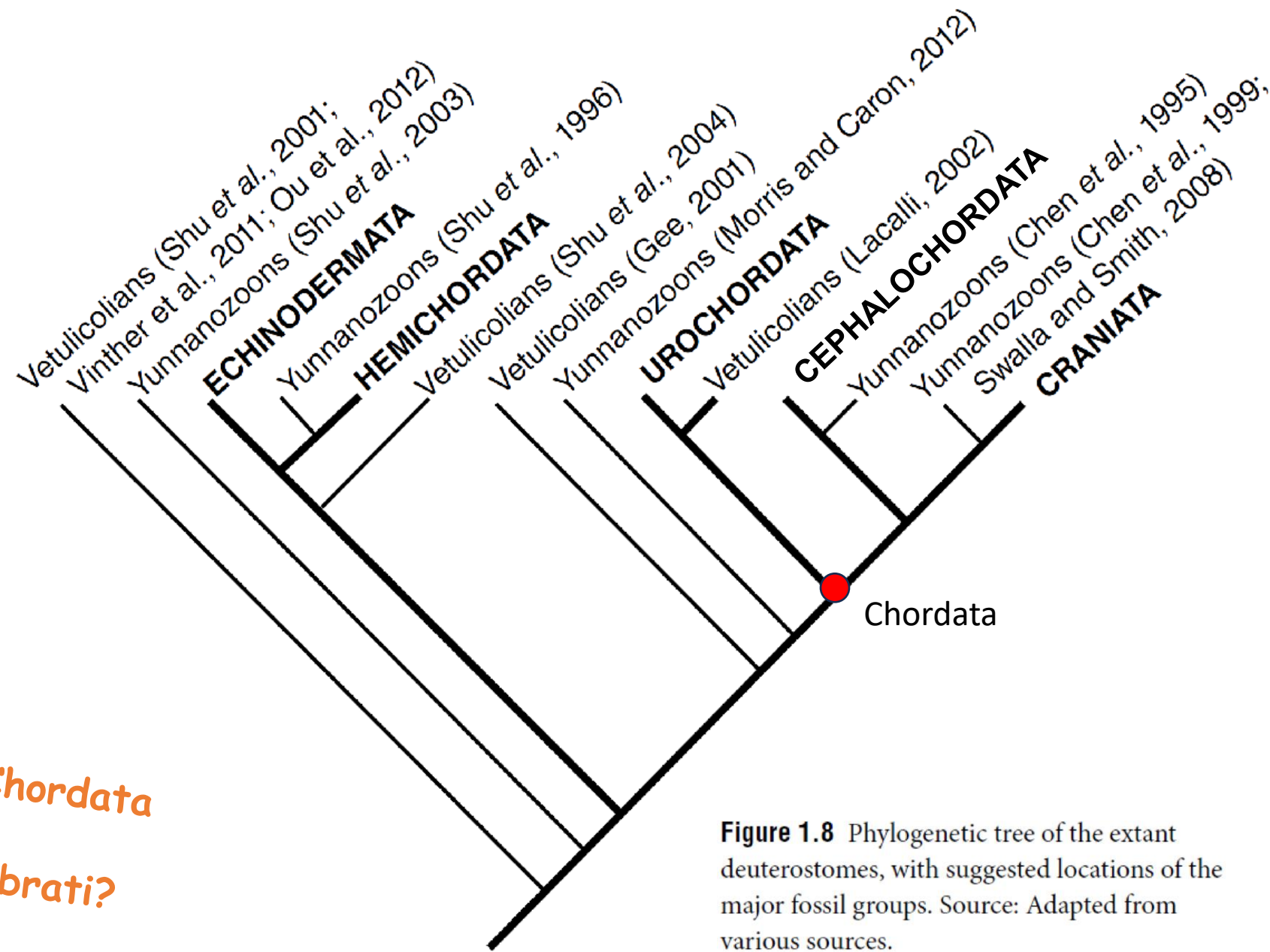


Figure 1.8 Phylogenetic tree of the extant deuterostomes, with suggested locations of the major fossil groups. Source: Adapted from various sources.

- 1) No consenso
- 2) Spesso all'interno di Chordata
- 3) Quanto vicini ai vertebrati?

Eonothem / Eon Erathem / Era System / Period			Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma) 358.86 ±0.19
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian	🚩	372.15 ±0.46
				Frasnian	🚩	382.31 ±1.36
			Middle	Givetian	🚩	387.95 ±1.04
				Eifelian	🚩	393.47 ±0.99
			Lower	Emsian	🚩	410.62 ±1.95
				Pragian	🚩	413.02 ±1.91
				Lochkovian	🚩	419.62 ±1.36
		Silurian	Pridoli		🚩	422.7 ±1.6
			Ludlow	Ludfordian	🚩	425.0 ±1.5
				Gorstian	🚩	426.7 ±1.5
			Wenlock	Homerian	🚩	430.6 ±1.3
				Sheinwoodian	🚩	432.9 ±1.2
			Llandovery	Telychian	🚩	438.6 ±1.0
				Aeronian	🚩	440.5 ±1.0
				Rhuddanian	🚩	443.1 ±0.9
		Ordovician	Upper	Hirnantian	🚩	445.2 ±0.9
				Katian	🚩	452.8 ±0.7
			Middle	Sandbian	🚩	458.2 ±0.7
				Darriwilian	🚩	469.4 ±0.9
				Dapingian	🚩	471.3 ±1.4
			Lower	Floian	🚩	477.1 ±1.2
				Tremadocian	🚩	486.85 ±1.5
		Cambrian	Furongian	Stage 10		~ 491.0
				Jiangshanian	🚩	~ 494.2
				Paibian	🚩	~ 497.0
			Miaolingian	Guzhangian	🚩	~ 500.5
				Drumian	🚩	~ 504.5
				Wuliuan	🚩	~ 506.5
			Series 2	Stage 4		~ 514.5
				Stage 3		~ 521.0
			Terreneuvian	Stage 2		~ 529.0
				Fortunian	🚩	538.8 ±0.6

Burgess Shale (Canada)

- Il celebre fossile *Pikaia*, proveniente da un sito di età più recente (Burgess Shale, Canada occidentale; Cambriano Medio 510 Ma) sarebbe invece un cordato certo.



Pikaia



Burgess Shale (510 Ma)

Chenjiang (525 Ma)

Esplosione Cambriana

Phylum Chordata

family Pikaiidae

- *Pikaia gracilens* Walcott, 1911 è un taxon iconico. Sulla base dei 114 esemplari conosciuti, Morris & Caron (2012) ne hanno ri-esaminato l'anatomia, confermandone (con riserbo) la collocazione all'interno di Chordata.

Pikaia gracilens Walcott, a stem-group chordate from the Middle Cambrian of British Columbia

Simon Conway Morris^{1,*} and Jean-Bernard Caron^{2,3}

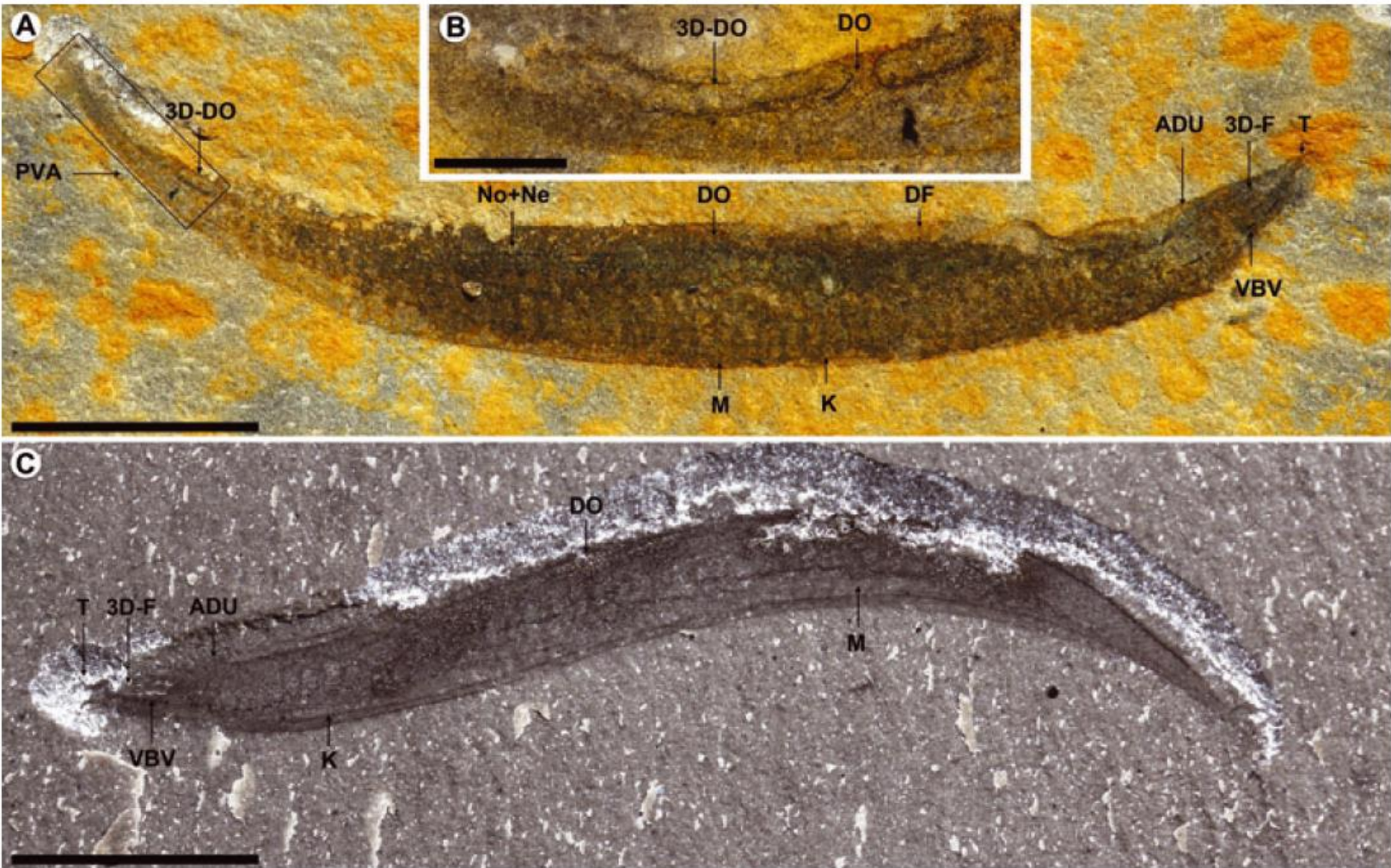


Fig. 2. Specimens of *Pikaia* cf. *gracilens* from the Collins Quarry on Fossil Ridge. Dorsal side to the top. (A, B) ROM 61193, with close-up of posterior area showing the dorsal organ partially preserved in relief (B). (C) ROM 61189. ADU, anterior dorsal unit; DO, dorsal fin; DO, dorsal organ; K, ventral keel; M, myomeres; No, notochord; Ne, nerve chord; T, head tentacles; PVA, posterior ventral area; VB, ventral blood vessel; 3D-DO, DO preserved in relief; 3D-F, foregut preserved in relief. Scales = 5 mm (A, C); 1 mm (B).

Phylum Chordata

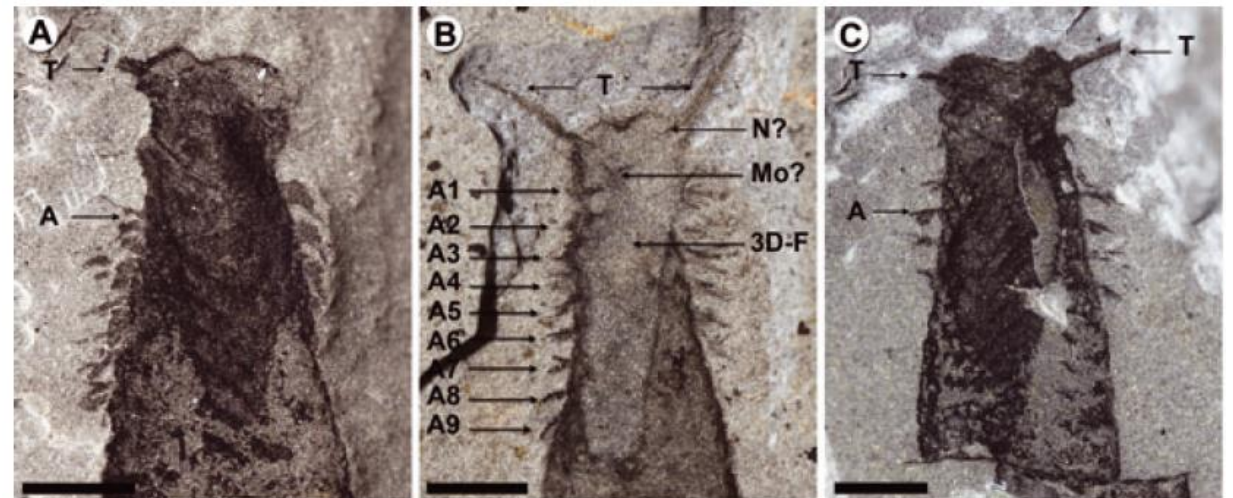
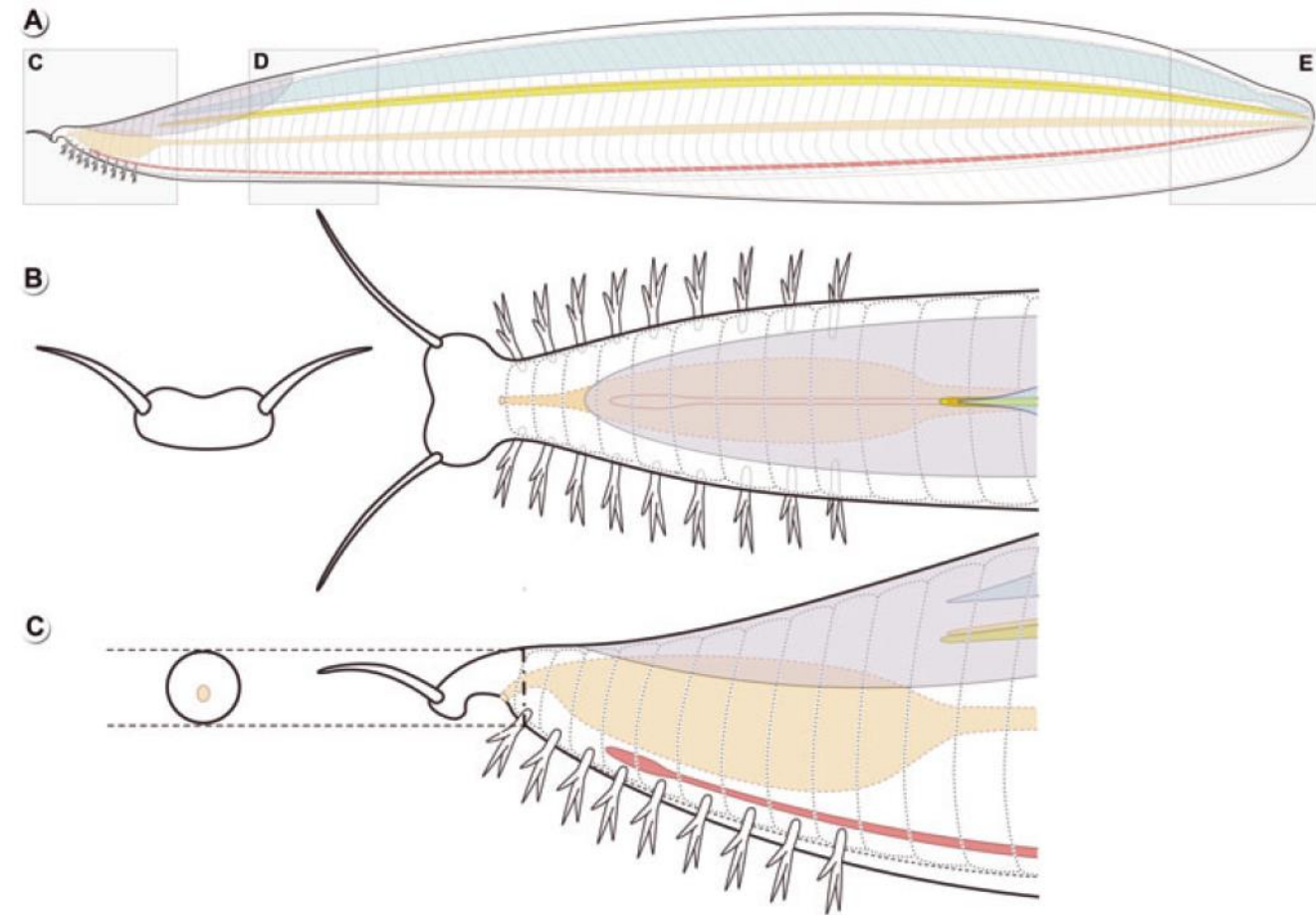
family Pikaiidae

Caratteri da cordato

- **notocorda**
- **cordone nervoso centrale**
- **appendici disposte bilateralmente (branchie?) e pori faringei**

Altri caratteri anatomici

- corpo fusiforme, compresso lateralmente
- circa 100 miomeri a S
- testa piccola, bilobata, con tentacoli, ma senza occhi.
- sottile pinna dorsale (senza raggi)
- canale alimentare faringeo e bocca terminale
- ano terminale (non c'è coda post-anale)
- sistema vascolare, compreso un vaso sanguigno ventrale

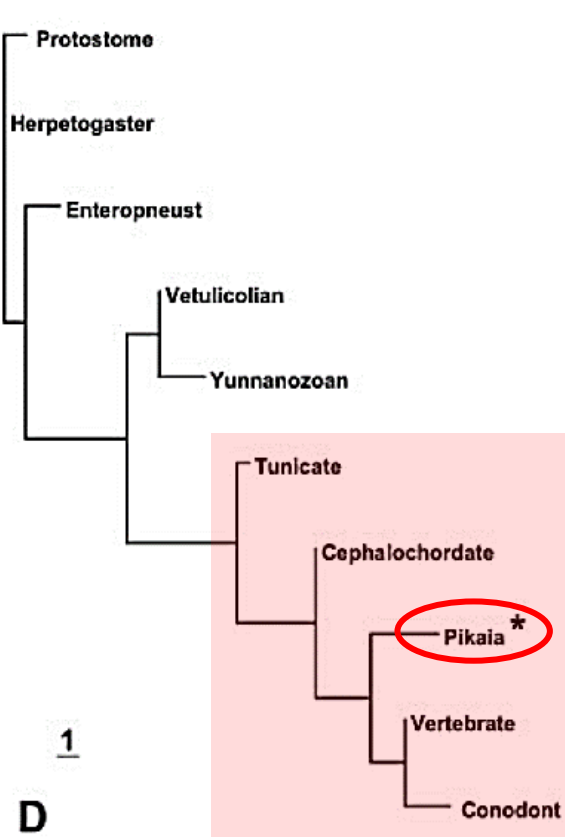
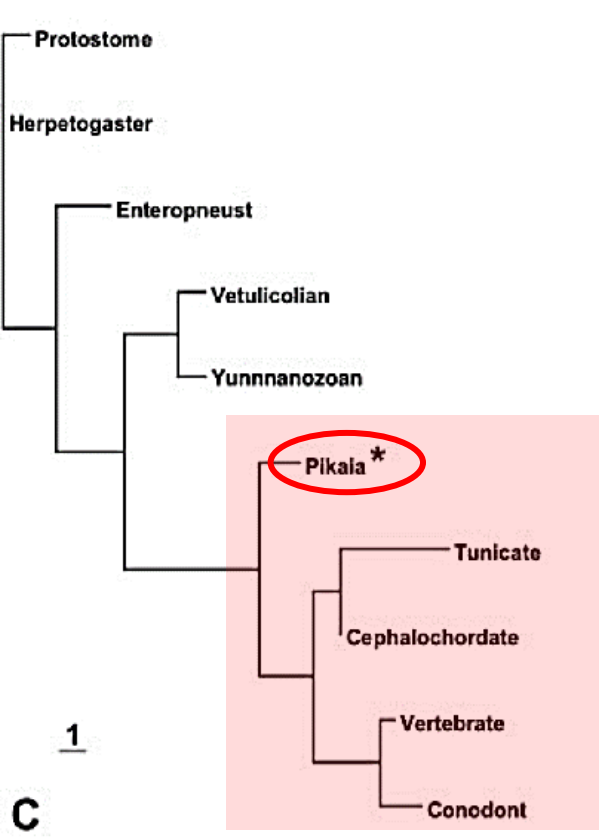
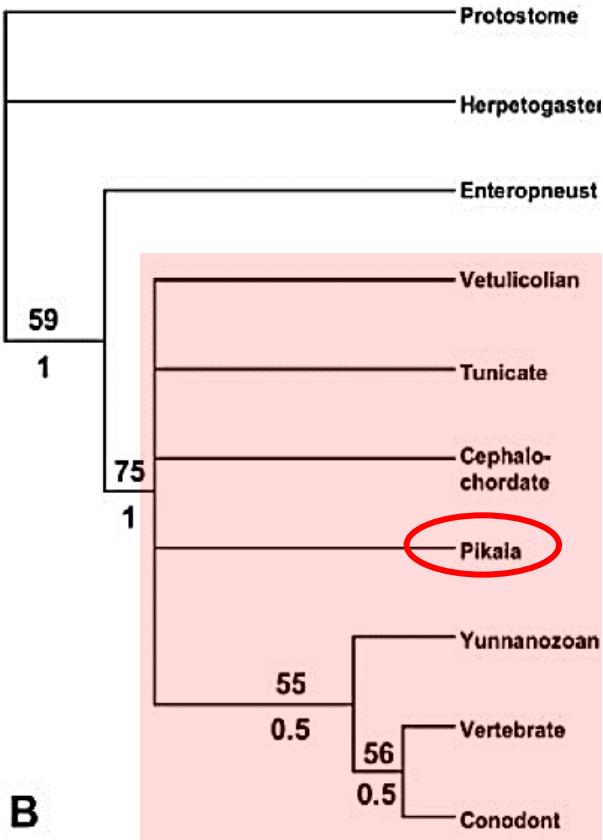
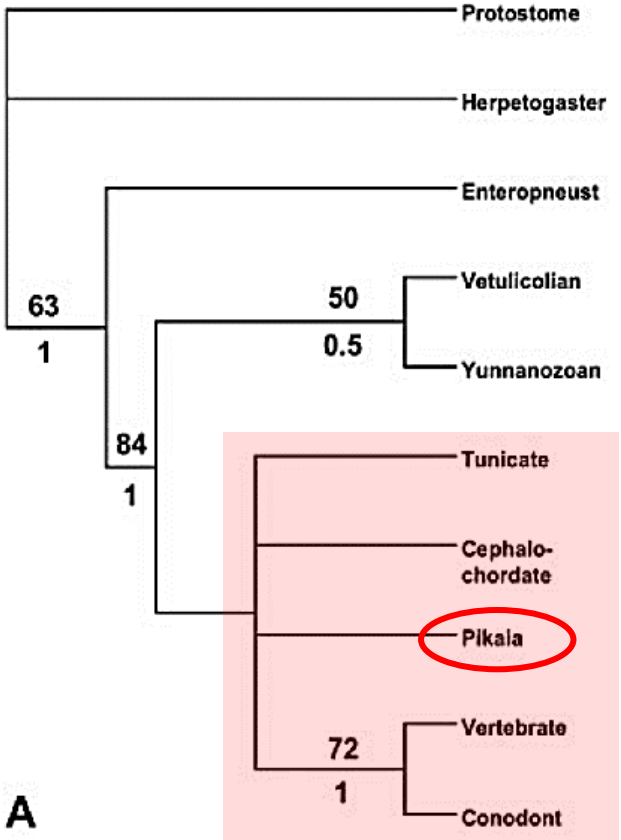


Phylum Chordata

family Pikaiidae



- Tuttavia, la posizione filogenetica di *Pikaia* all'interno dei **Chordata** non è chiara, in quanto alcune analisi lo collocano alla base dei cordati, altre più vicino ai vertebrati.



- Pikaia* non sembrerebbe essere comunque un vero vertebrato, in quanto **manca di una testa differenziata con organi sensoriali funzionali**.

Benchè potrebbe esserlo per via di un problema tafonomico già visto...

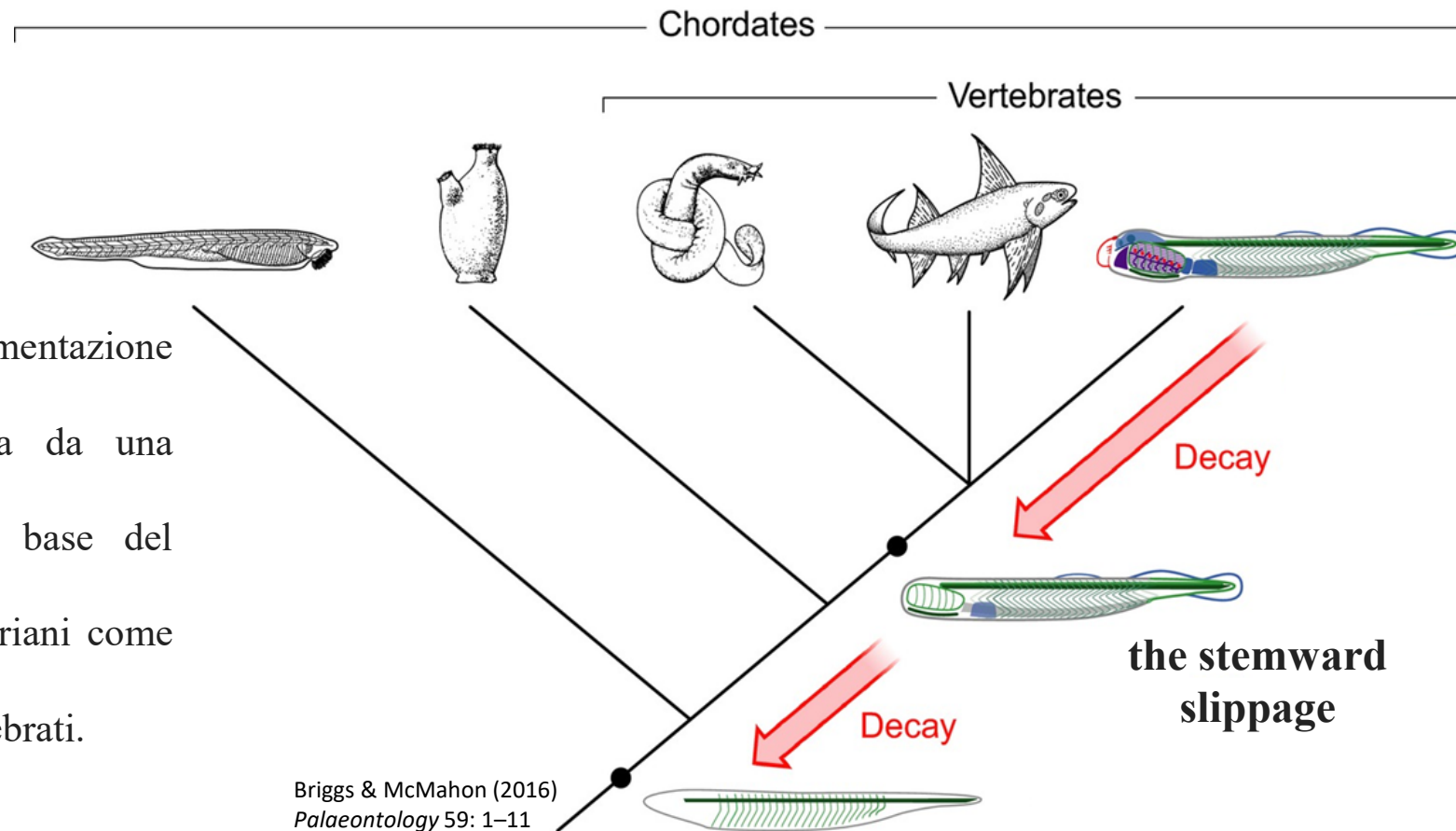
I primi cordati e il problema dello stemward slippage

- La difficoltà nel trovare i caratteri diagnostici che potrebbero aiutarci a identificare posizioni filogenetiche più certe di Vetulicolia, Yunnanozoa e *Pikaia*, potrebbe essere dovuto allo **stemward slippage**.
- Dal momento che si è visto da esperimenti condotti su lamprede e anfiossi che i processi di decomposizione favoriscono la conservazione dei caratteri più primitivi (es. notocorda) a discapito di quelli più derivati (es. organi sensoriali e sistema nervoso)...

...è possibile che i fossili di cordati di Burgess

Shale e Chengjiang cadano in una posizione più basale di quella che forse avevano in realtà.

- Questi esperimenti suggerirebbero che la documentazione fossile dei cordati non-vertebrati è influenzata da una sistematica distorsione di slittamento verso la base del cladogramma, e che alcuni fossili di cordati cambriani come *Pikaia* potrebbero essere stati, in realtà, già dei vertebrati.



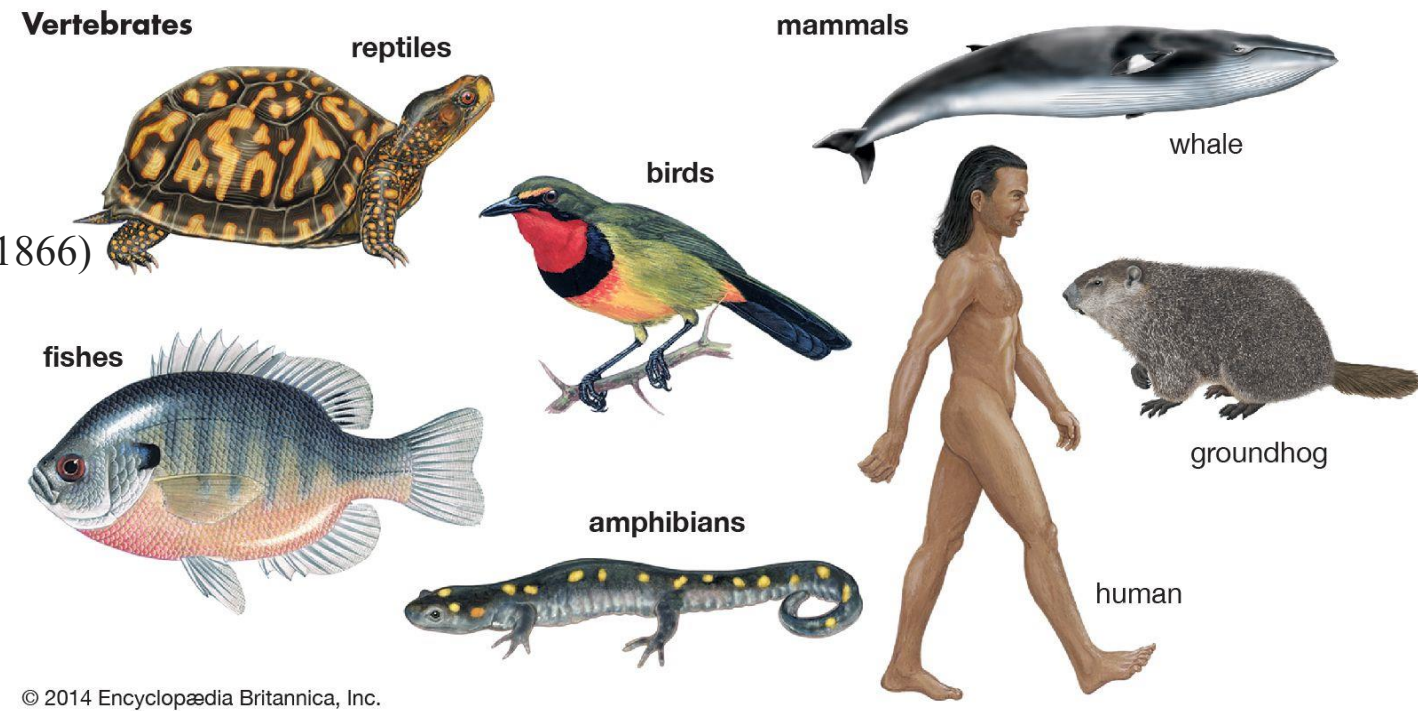
Sinapomorfie dei Vertebrati

Phylum Chordata

Subphylum **Vertebrata Lamarck, 1801** (= Craniata Haeckel, 1866)

Oltre ai caratteri visti in precedenza (tipici di tutti i cordati), i vertebrati si differenziano per la **presenza di una "testa"**, o meglio della **cresta neurale**, un grumo di cellule ectodermiche embrionali che danno origine a:

- **sistema nervoso centrale** (cervello + nervi cranici) racchiuso in una scatola cranica cartilaginea o ossea (da cui Craniata).
- **organi sensoriali definiti e funzionali**: capsule olfattorie (olfatto), canali semicircolari (udito), occhi (vista).



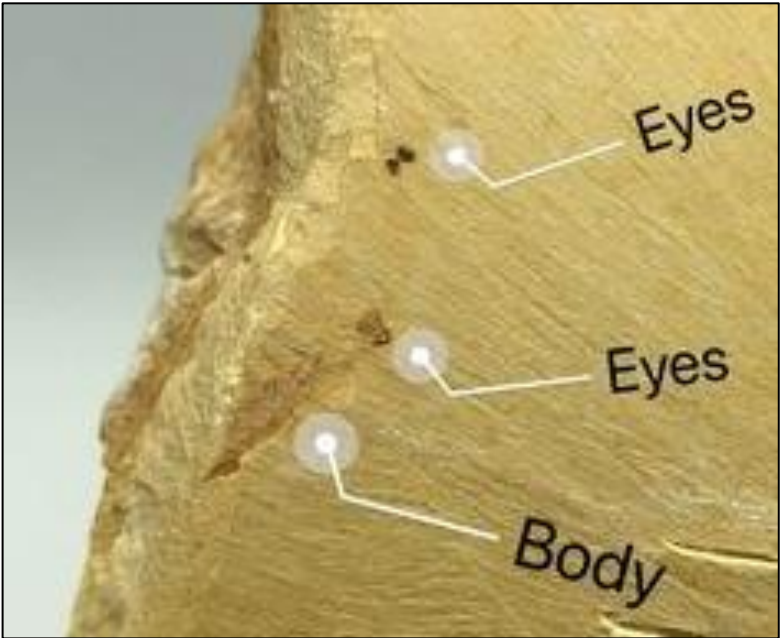
Nel record fossile, identificheremo quindi come vertebrati quei cordati di cui sono riconoscibili tracce di un cranio e/o organi sensoriali.

Chengjiang: I primi vertebrati!

Phylum Chordata

Subphylum **Vertebrata**

Ordine Myllokunmingiida



Myllokunmingia

Caratteri da vertebrato:

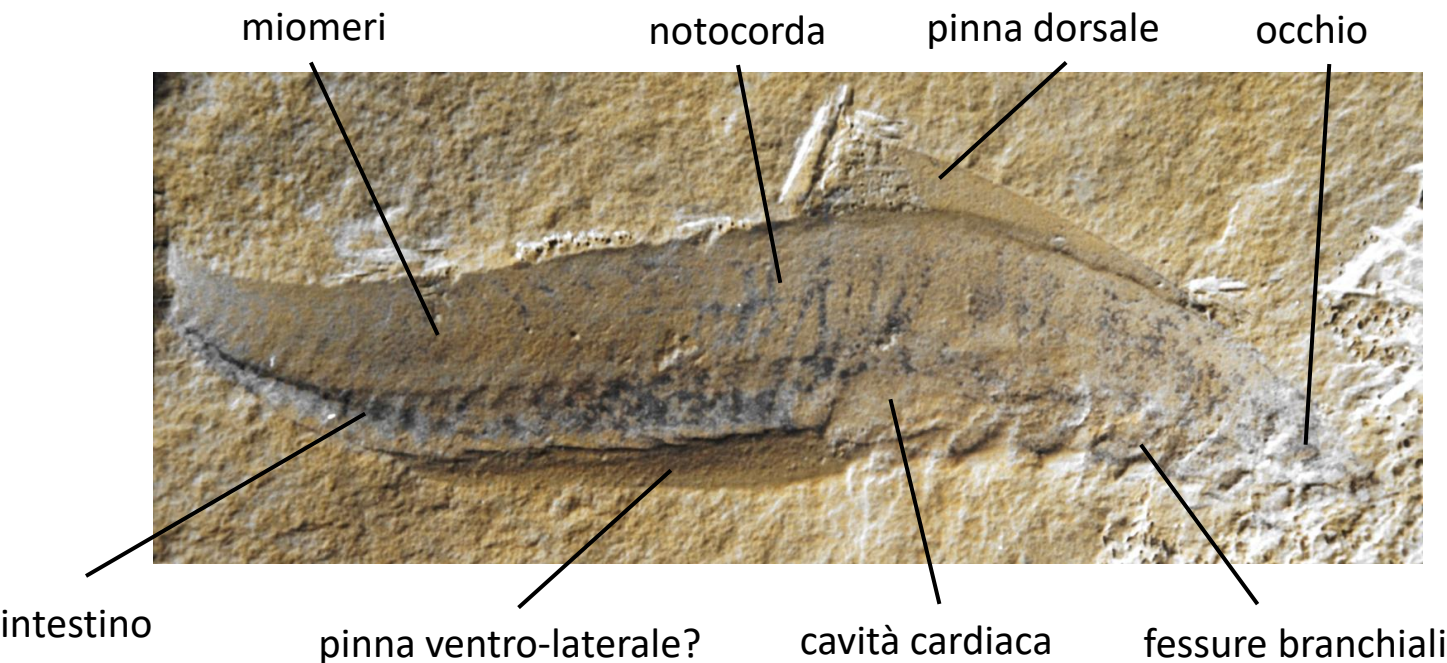
- **organi sensoriali (occhi, capsule otiche)**

Caratteri da cordato:

- 5 o 6 fessure branchiali
- notocorda

Altri caratteri:

- forma idrodinamica
- possibile bocca
- 25 miomeri a W
- cavità cardiaca e grande intestino
- "pinna dorsale" (e forse una pinna ventro-laterale)



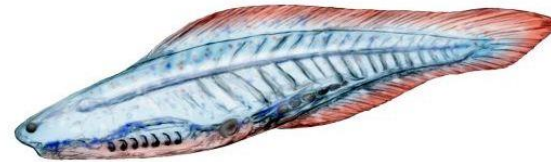
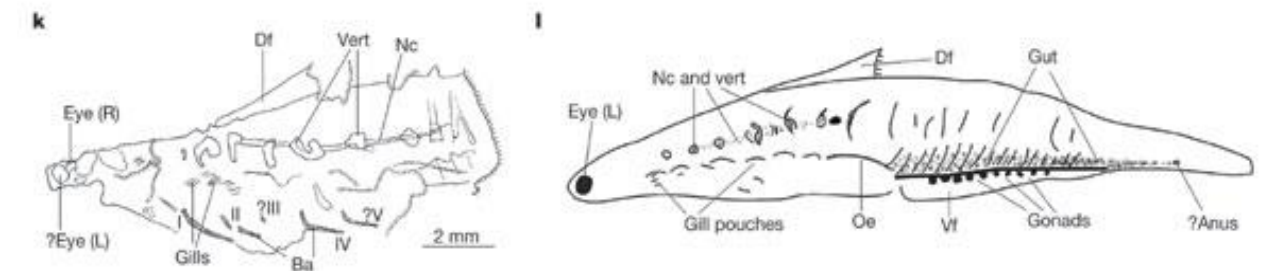
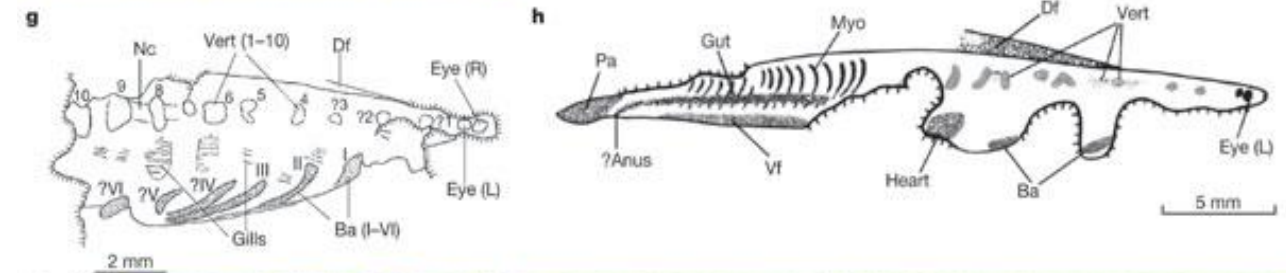
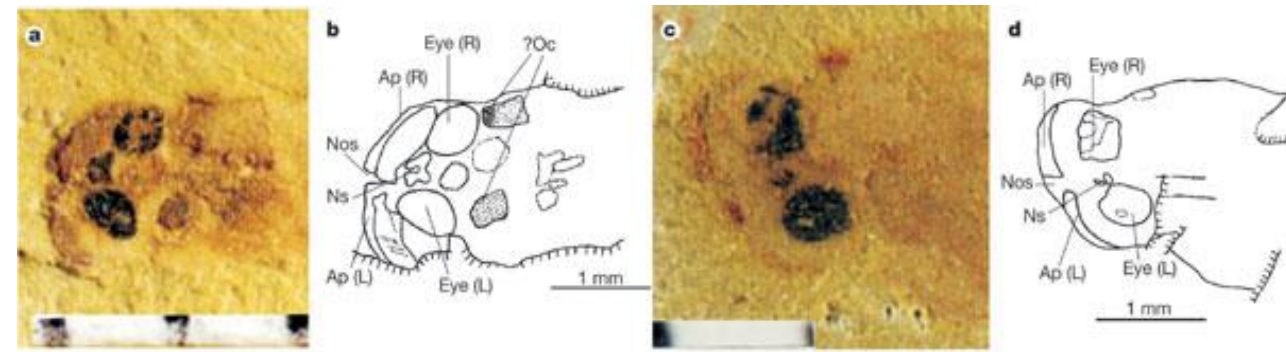
Chengjiang: I primi vertebrati!

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Ordine Myllokunmingiida

Haikouichthys



Caratteri da vertebrato:

- **organi sensoriali (occhi, capsule otiche)**

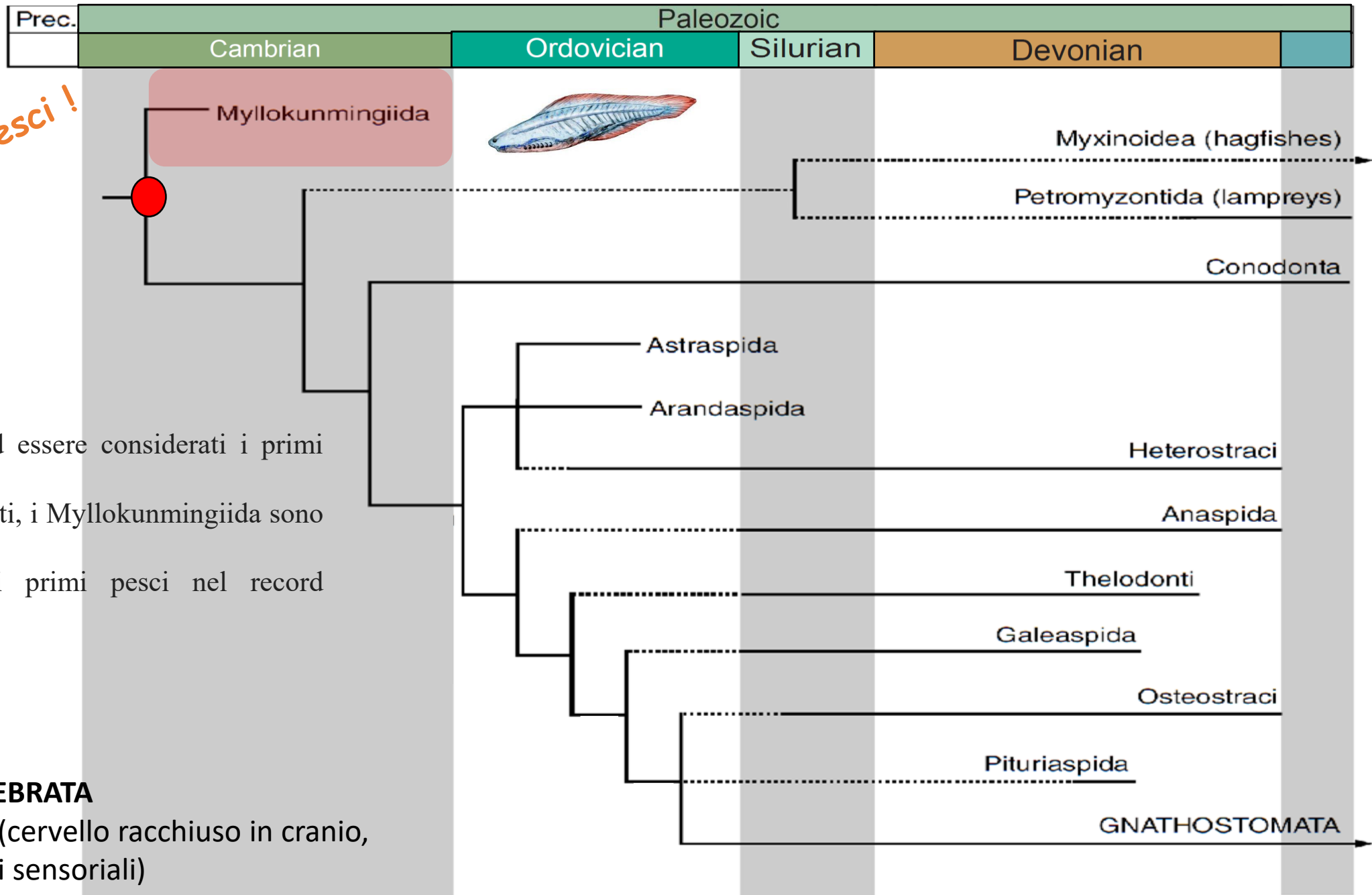
Caratteri da cordato:

- 5 o 6 fessure branchiali
- notocorda

Altri caratteri:

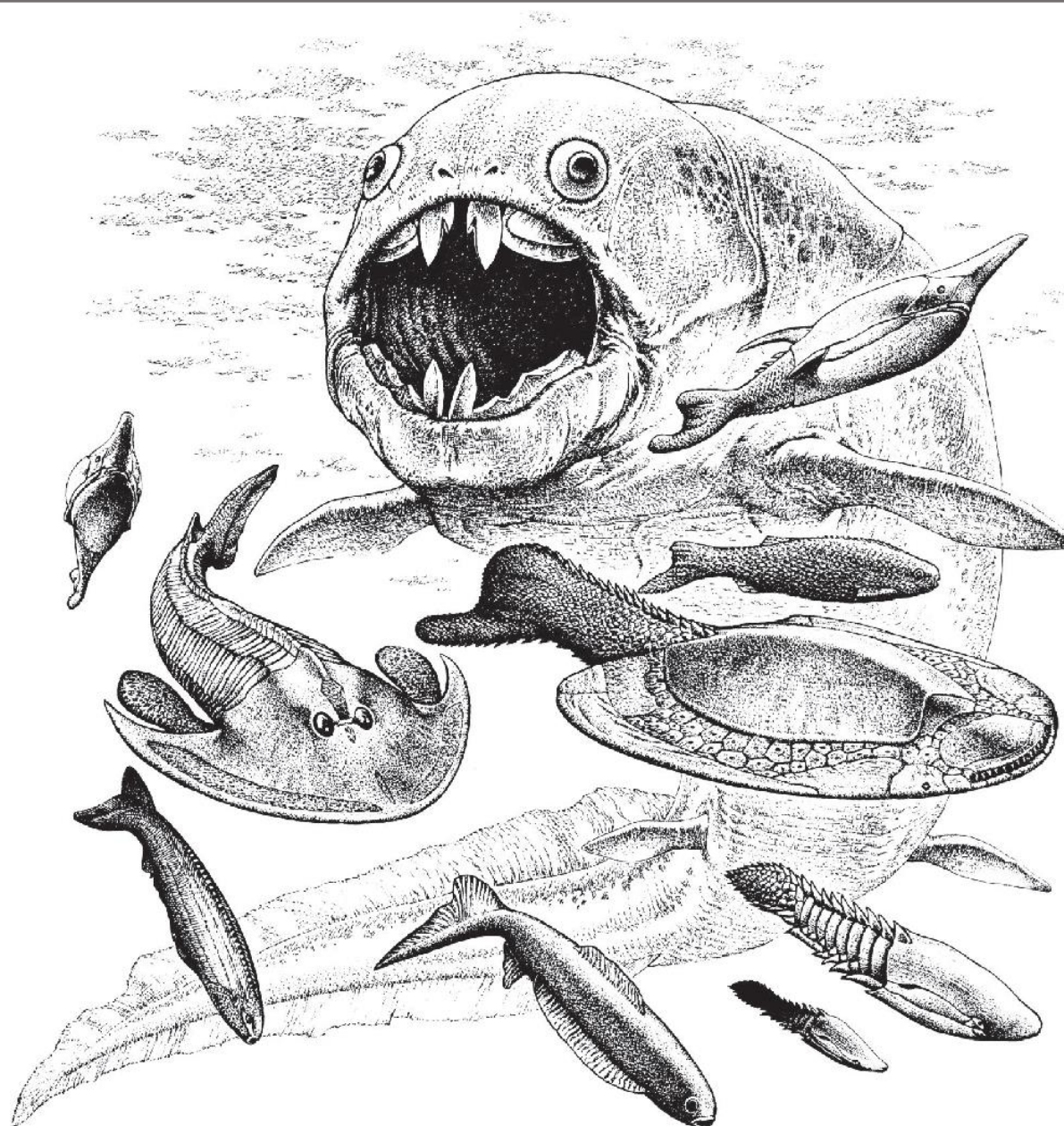
- forma idrodinamica
- possibile bocca
- 25 miomeri a W
- cavità cardiaca e grande intestino
- "pinna dorsale" (e forse una pinna ventro-laterale)

I primi pesci !



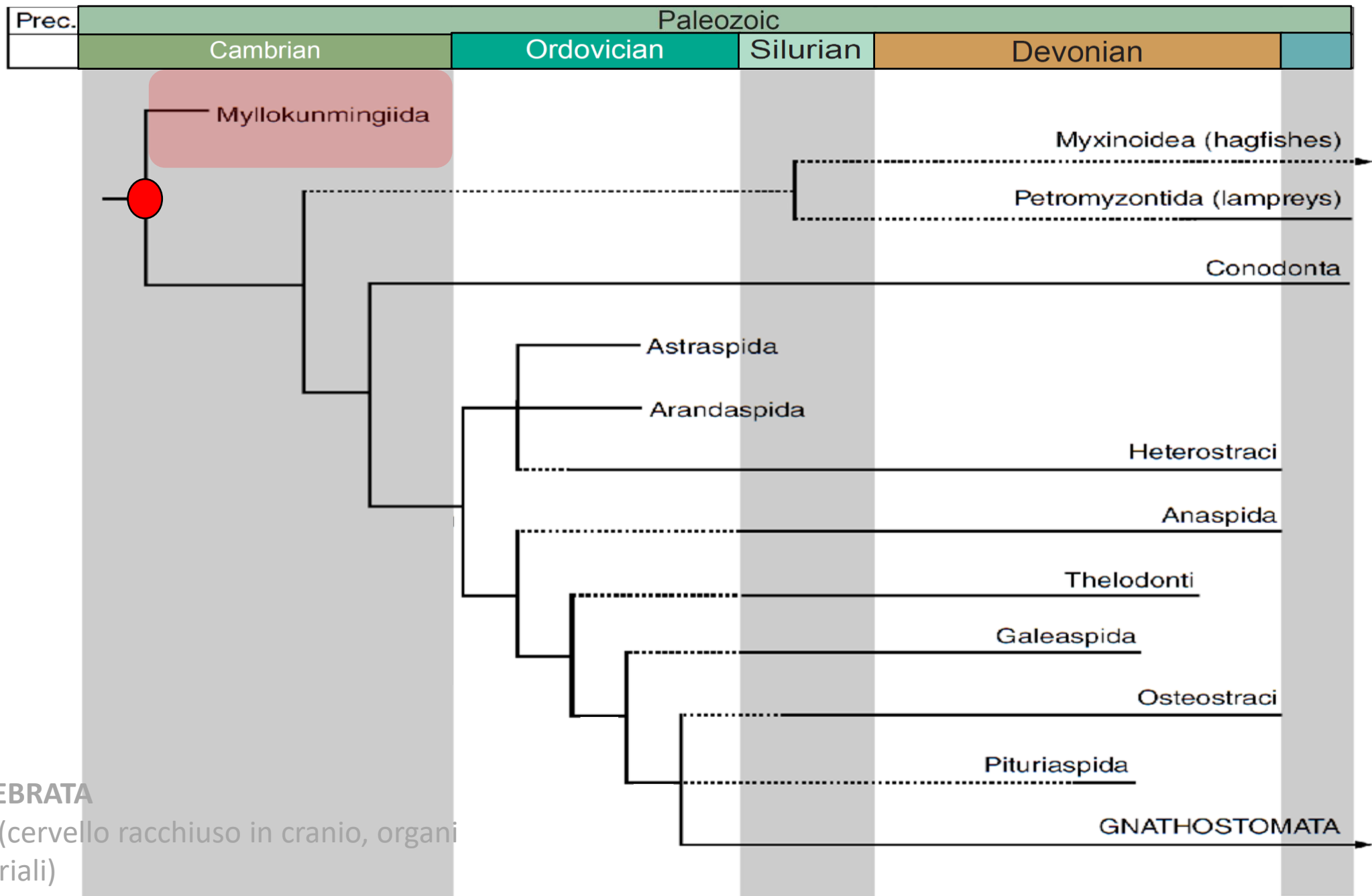
- Oltre ad essere considerati i primi vertebrati, i Myllokunmingiida sono anche i primi pesci nel record fossile.

6.7 I pesci e l'evoluzione delle mascelle



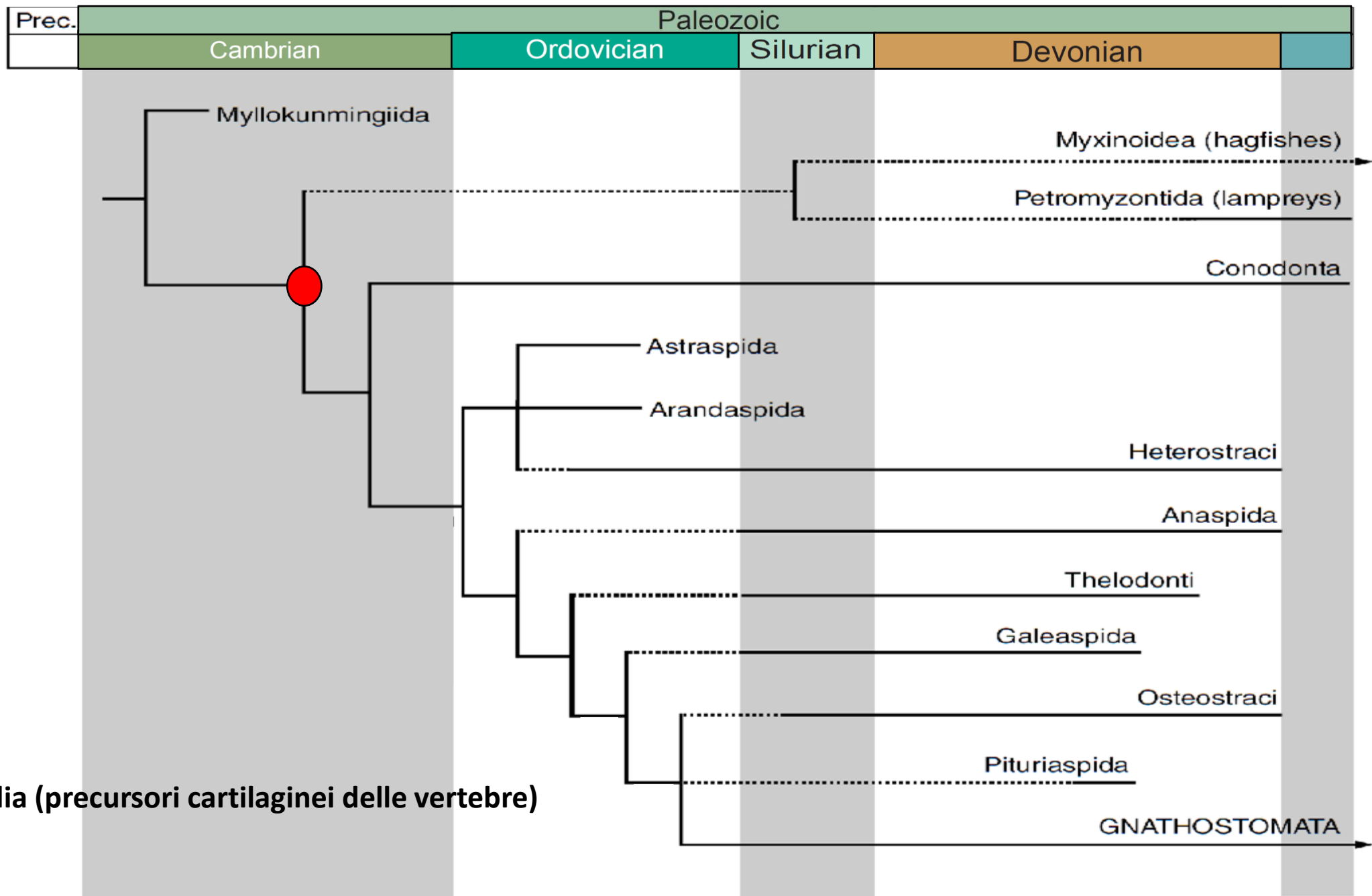
6.7.1 I primi pesci: gli "agnati"





VERTEBRATA

Testa (cervello racchiuso in cranio, organi sensoriali)



● Arcualia (precursori cartilaginei delle vertebre)

Arcualia (precursori cartilaginei delle vertebre)

Sono quattro paia di cartilagini disposte simmetricamente ai due lati della notocorda:

- 4 arcualia dorsali (2 interdorsali e 2 basidorsali)
- 4 arcualia ventrali (2 interventrali e 2 basiventrali).

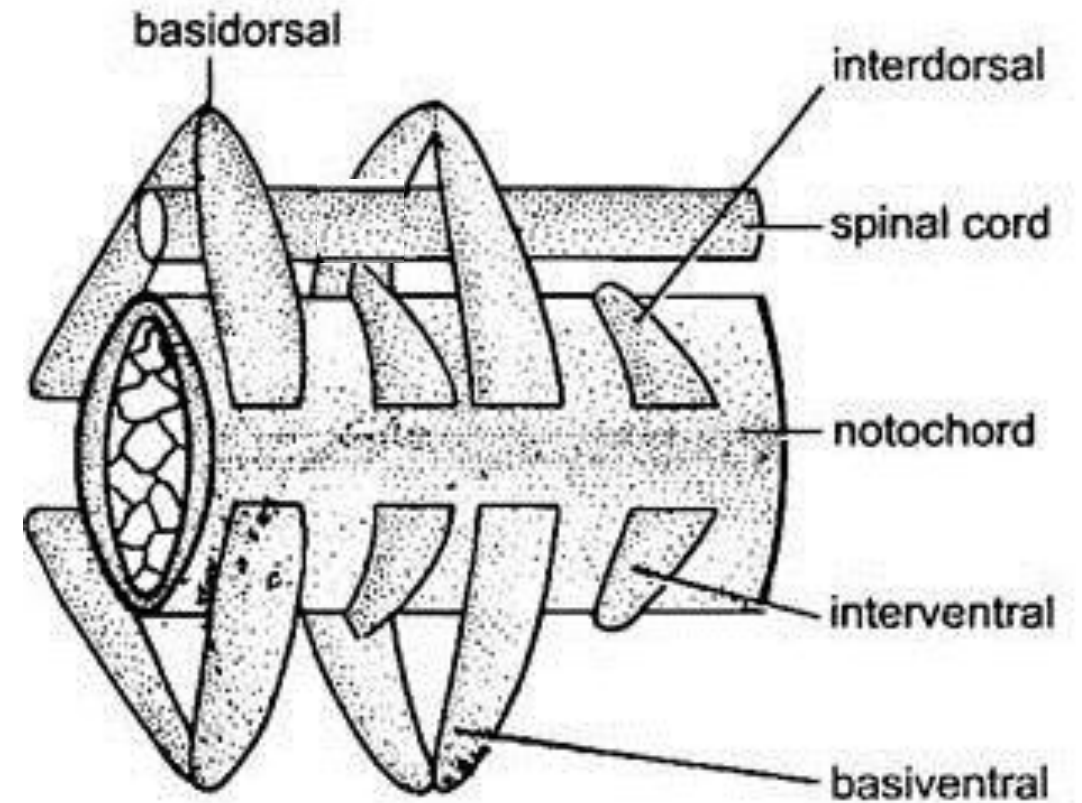


Fig. 42.10. Cartilaginous arcualia formed from sclerotomes (show for two vertebrae).

Arcualia (precursori cartilaginei delle vertebre)

- Nel corso dell'evoluzione, gli arcualia andranno poi incontro a mineralizzazione (diventando vertebre vere e proprie) diverse volte e indipendentemente nei diversi gruppi di vertebrati.
- I basidorsali formeranno l'**arco neurale**.
- Basiventrali, interdorsali, e interventrali formeranno il **centro vertebrale** e l'**arco emale**.

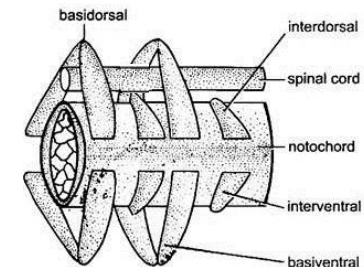
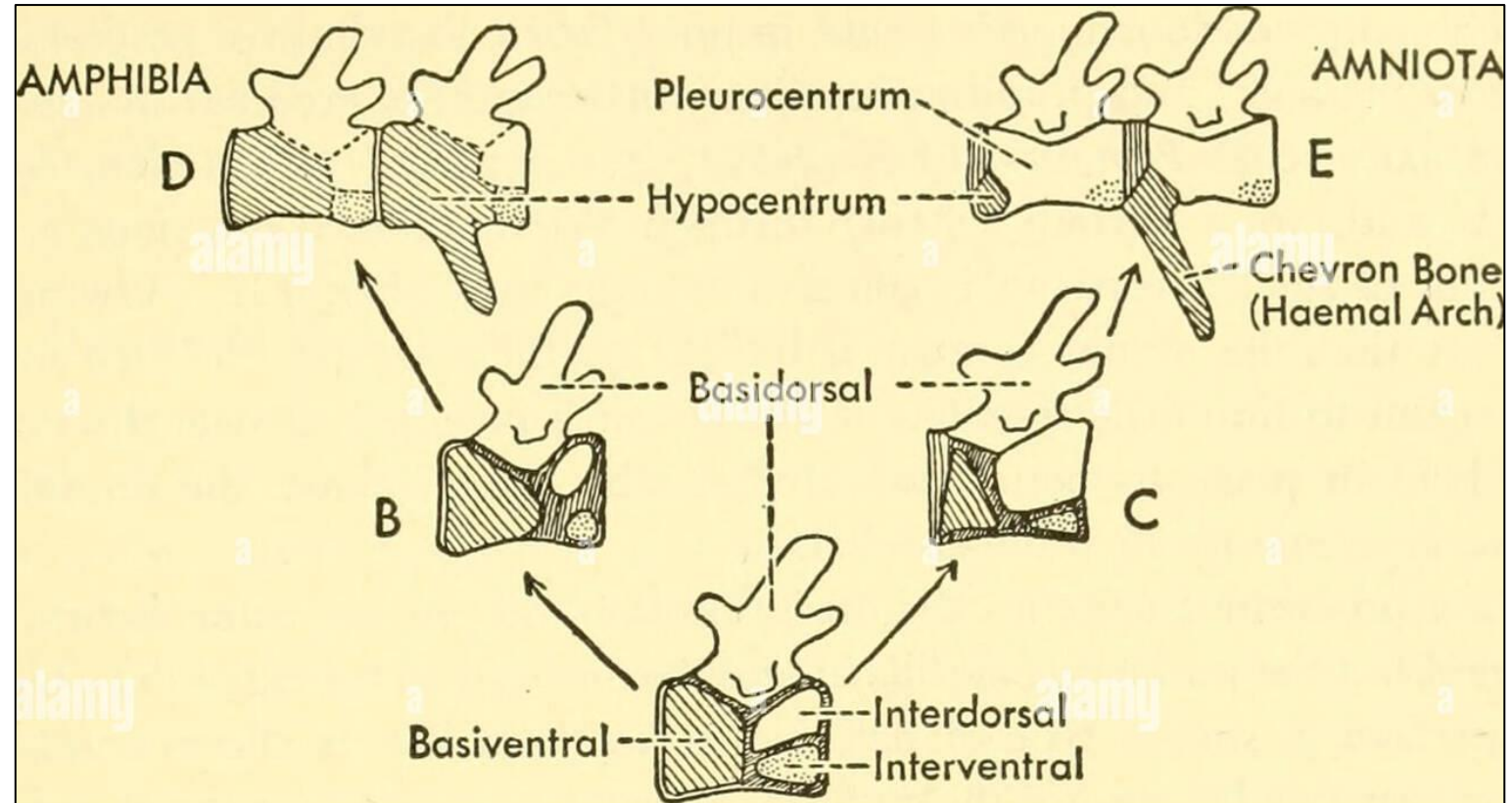
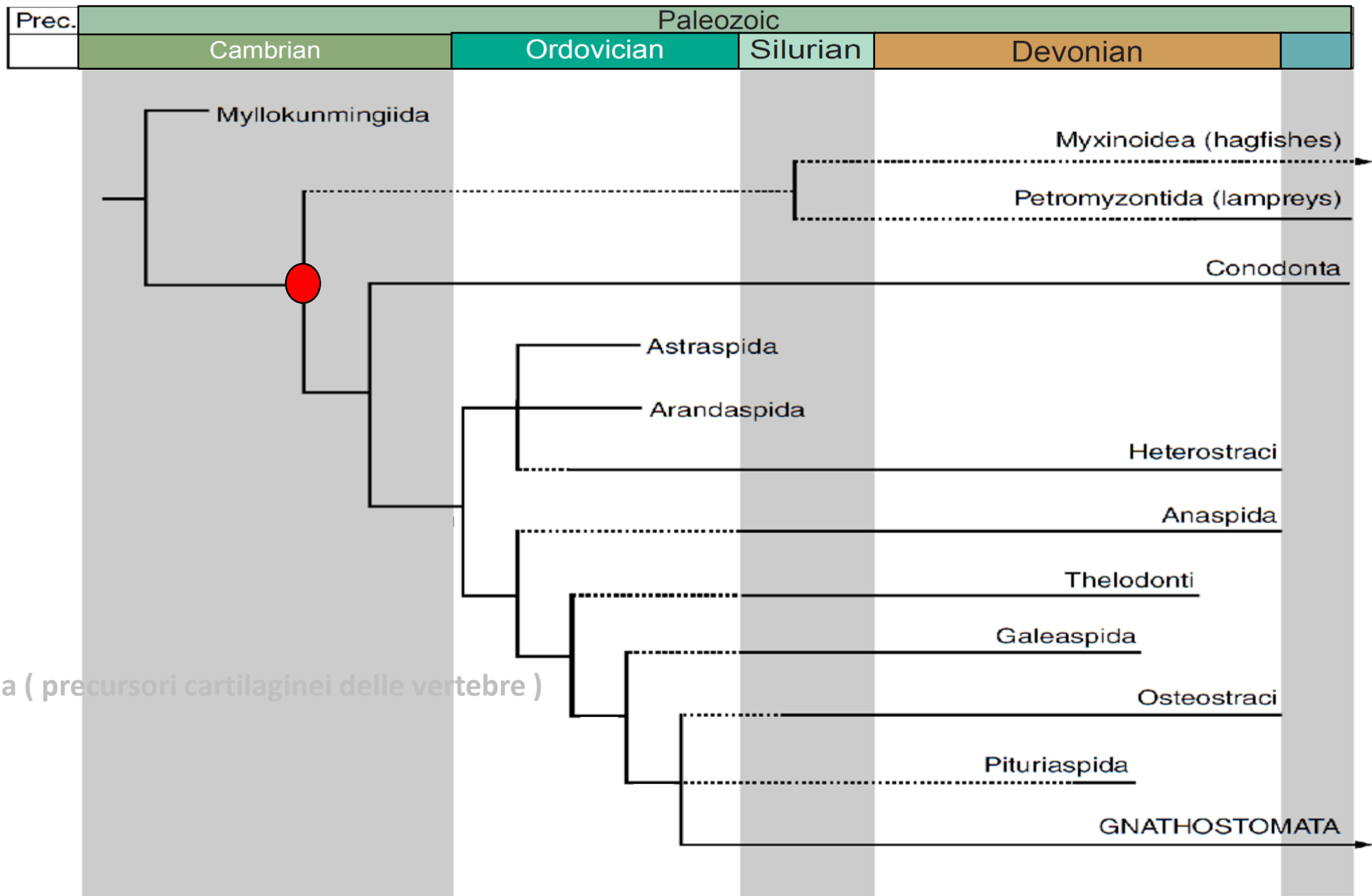
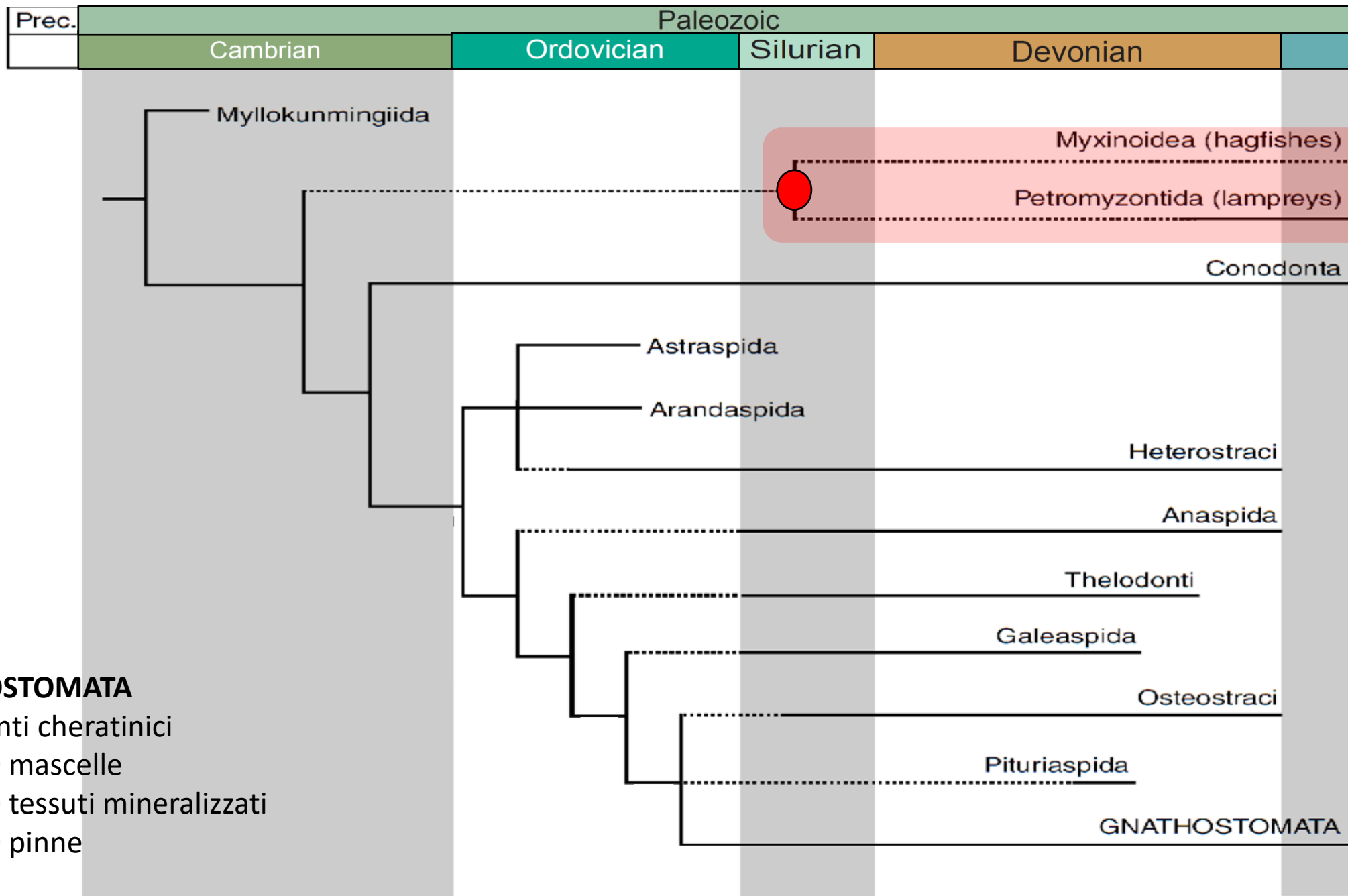


Fig. 42.10. Cartilaginous arcualia formed from sclerotomes (show for two vertebrae).





- CYCLOSTOMATA**
- Denti cheratinici
 - NO mascelle
 - NO tessuti mineralizzati
 - NO pinne

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Superclasse **Cyclostomata**

- Rappresentati da pochi fossili a partire dal Devoniano, si sarebbero già originati nel Cambriano (c'è un lungo Ghost range fino al Devoniano).
- ***Hardistiella*** è la lampreda completa più antica (Carbonifero di Bear Gulch, USA). Come le lamprede moderne manca primitivamente di qualsiasi tipo di osso o di denti fosfatici.



- Le lamprede moderne allo stadio adulto predano altri pesci (o parti di essi) per mezzo di proiezioni cornificate affilate e raschianti su una "lingua".
- Le più antiche lamprede fossili NON mostrano segni di strutture cornificate. Non è chiaro se dovuto a bias tafonomico o al fatto che siano esemplari giovanili.

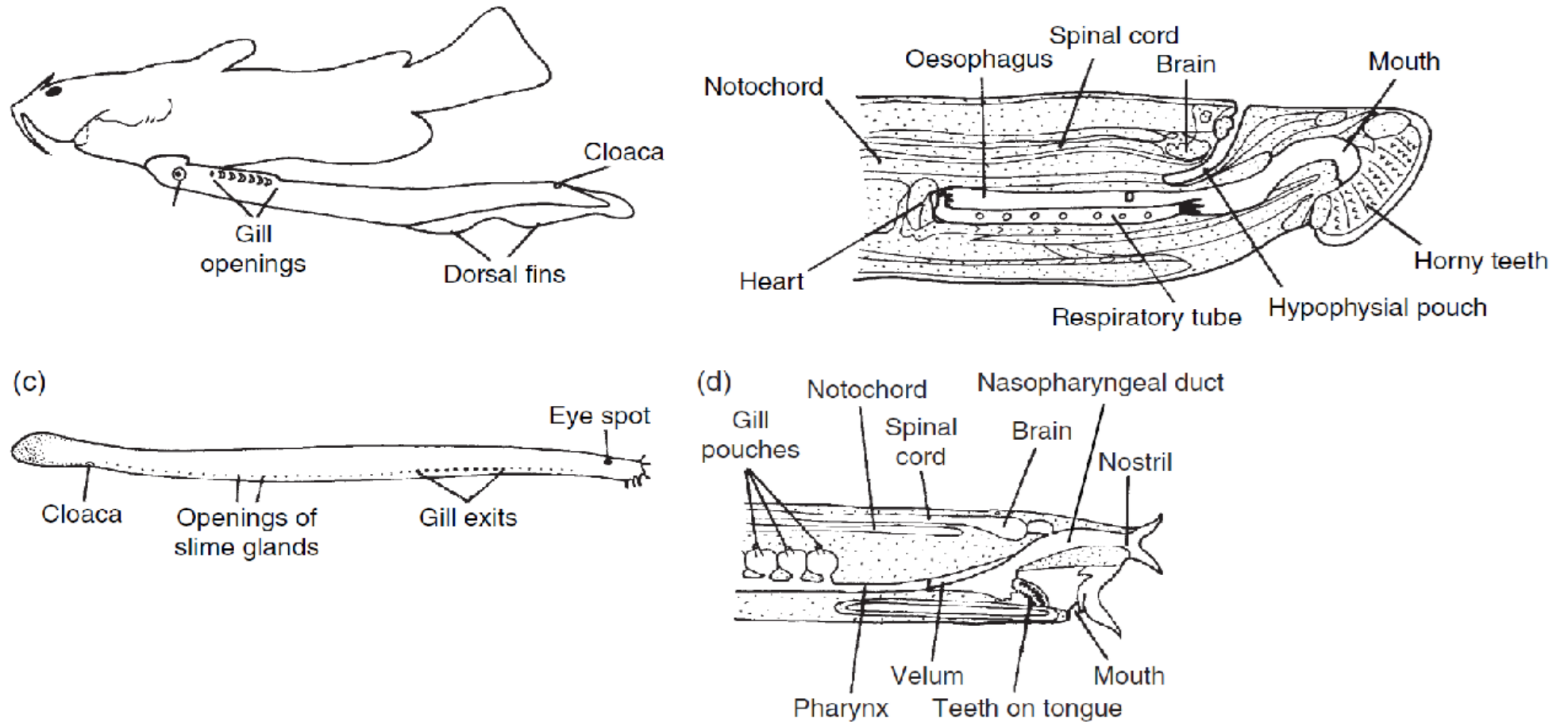
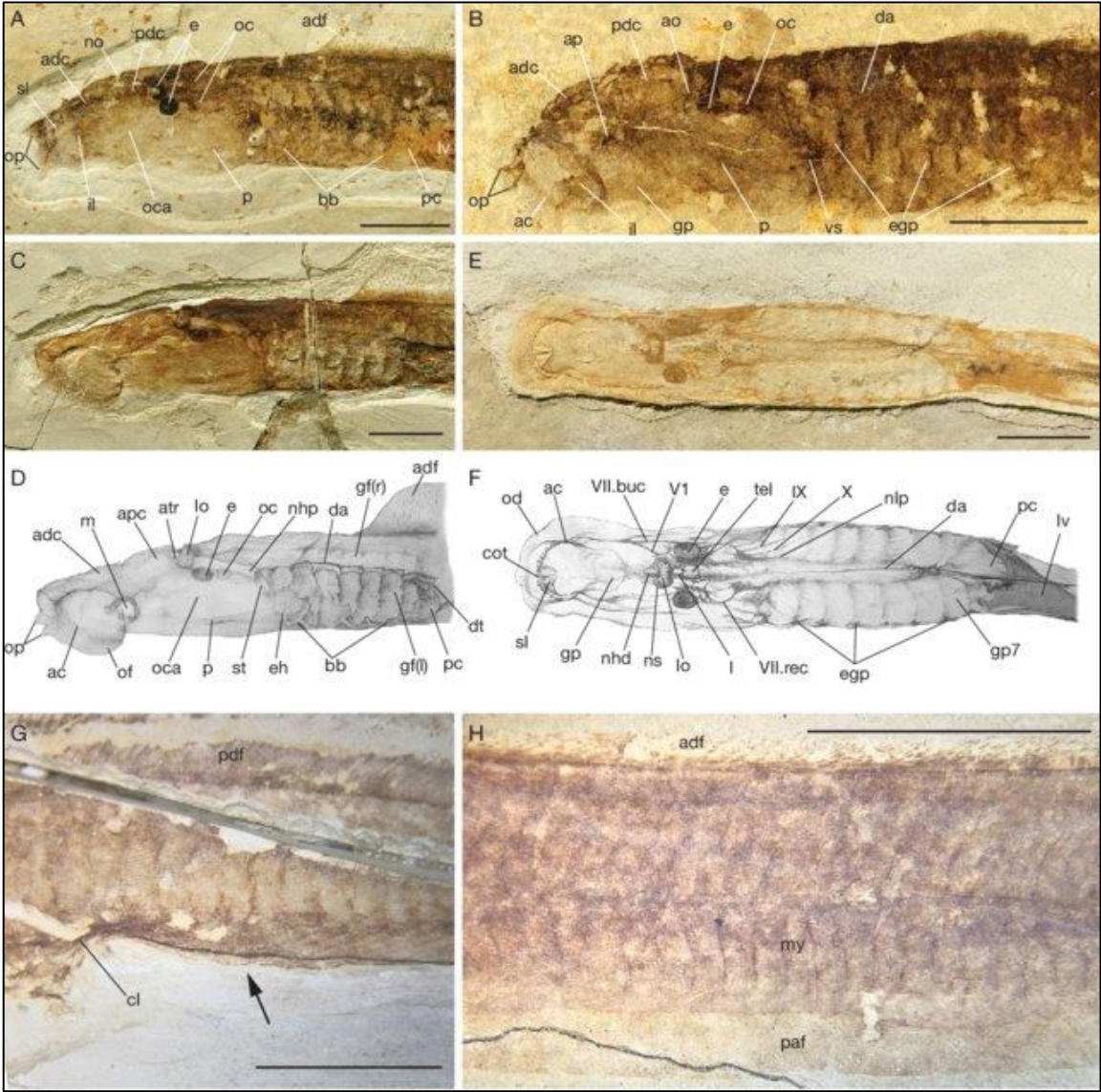
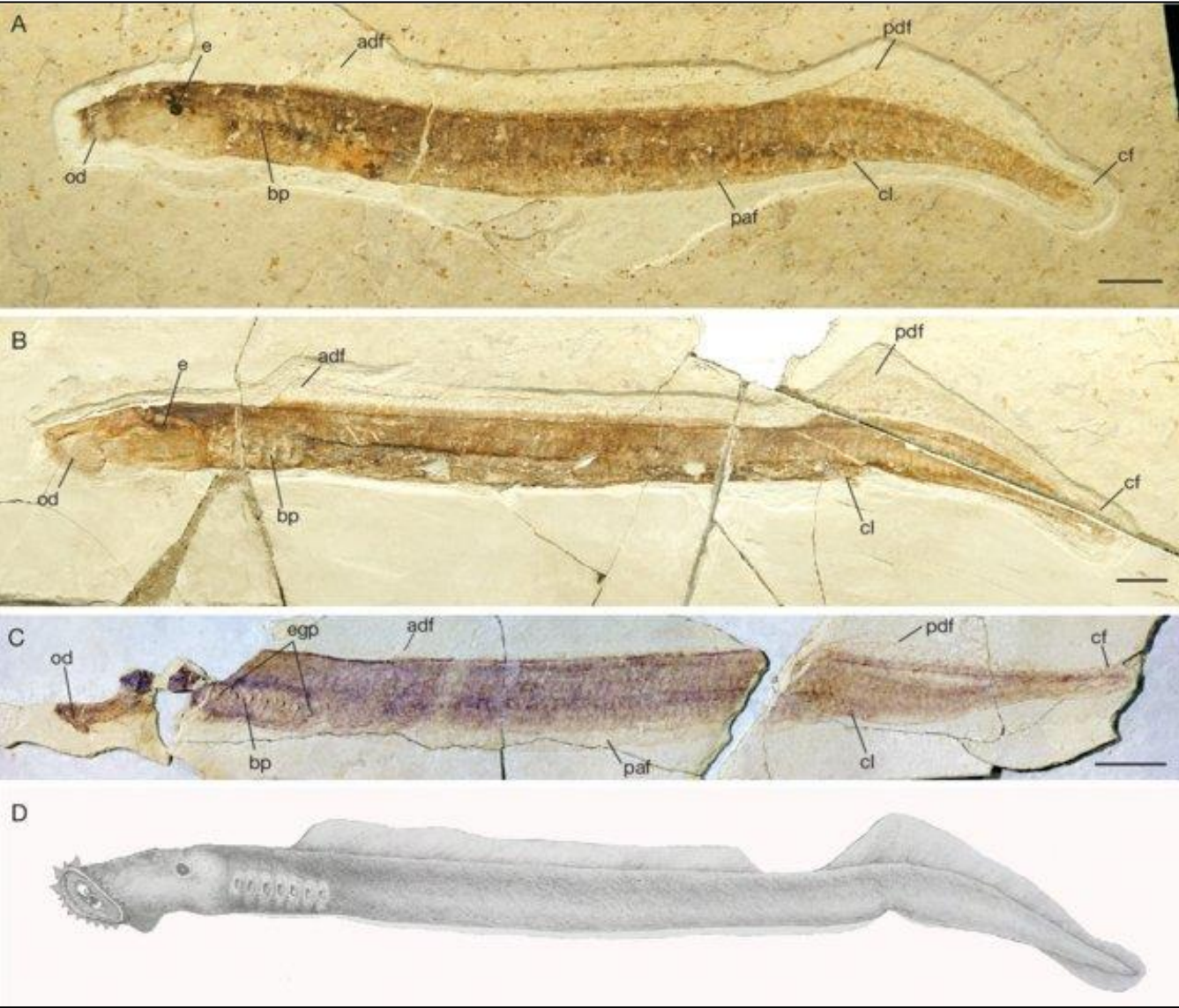
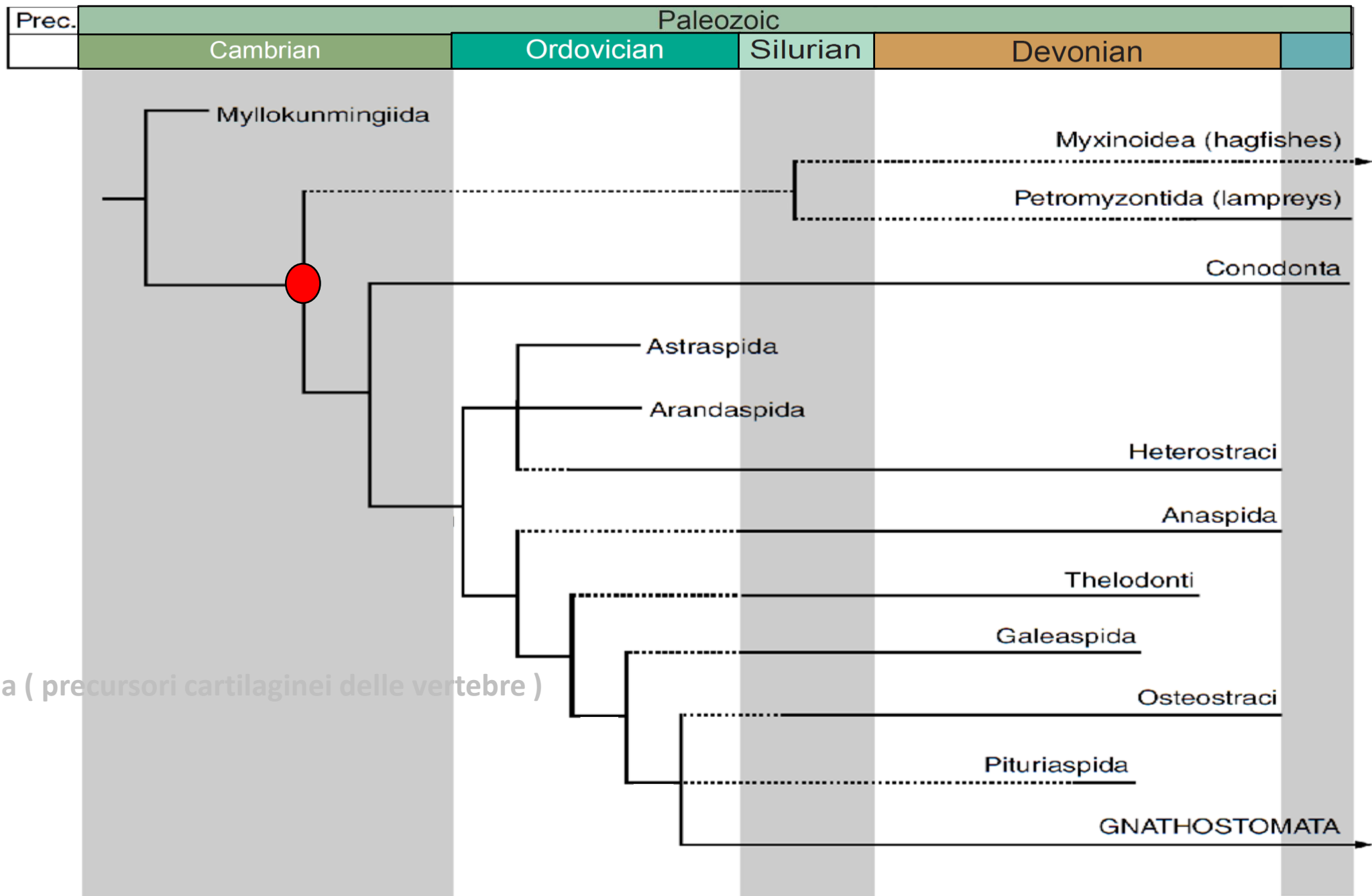


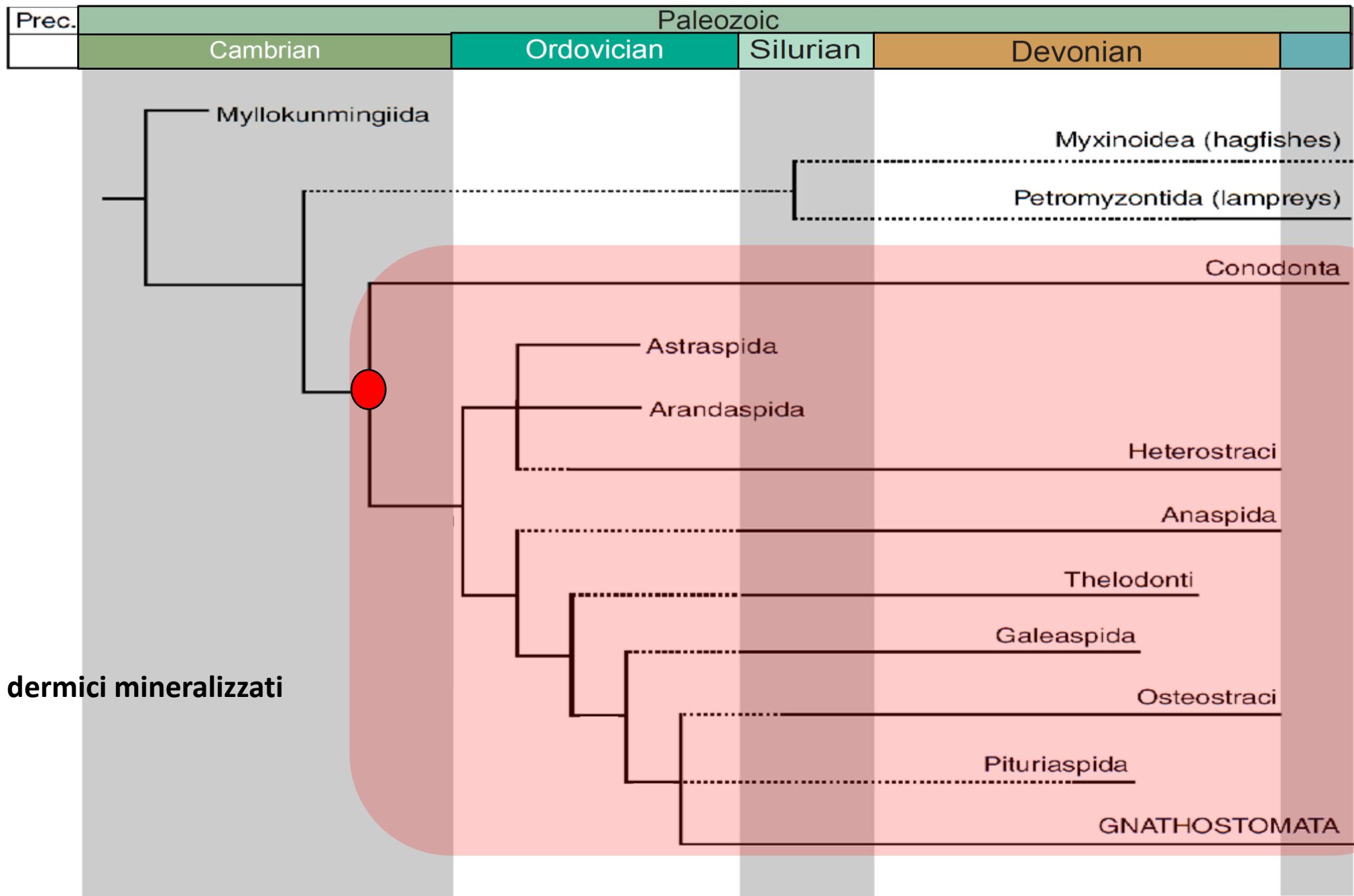
Figure 3.4 Living jawless fishes: (a) lamprey, feeding by attachment to a bony fish, and (b) longitudinal section of anterior end of body; (c) Pacific hagfish, external lateral view of body, and (d) longitudinal section of anterior end of body. Source: Adapted from Young (1981) and other sources.

Mesomyzon mengae Chang, Zhang & Miao, 2006
Cretaceo Inferiore, Jehol Lagerstätte; China





● Arcualia (precursori cartilaginei delle vertebre)

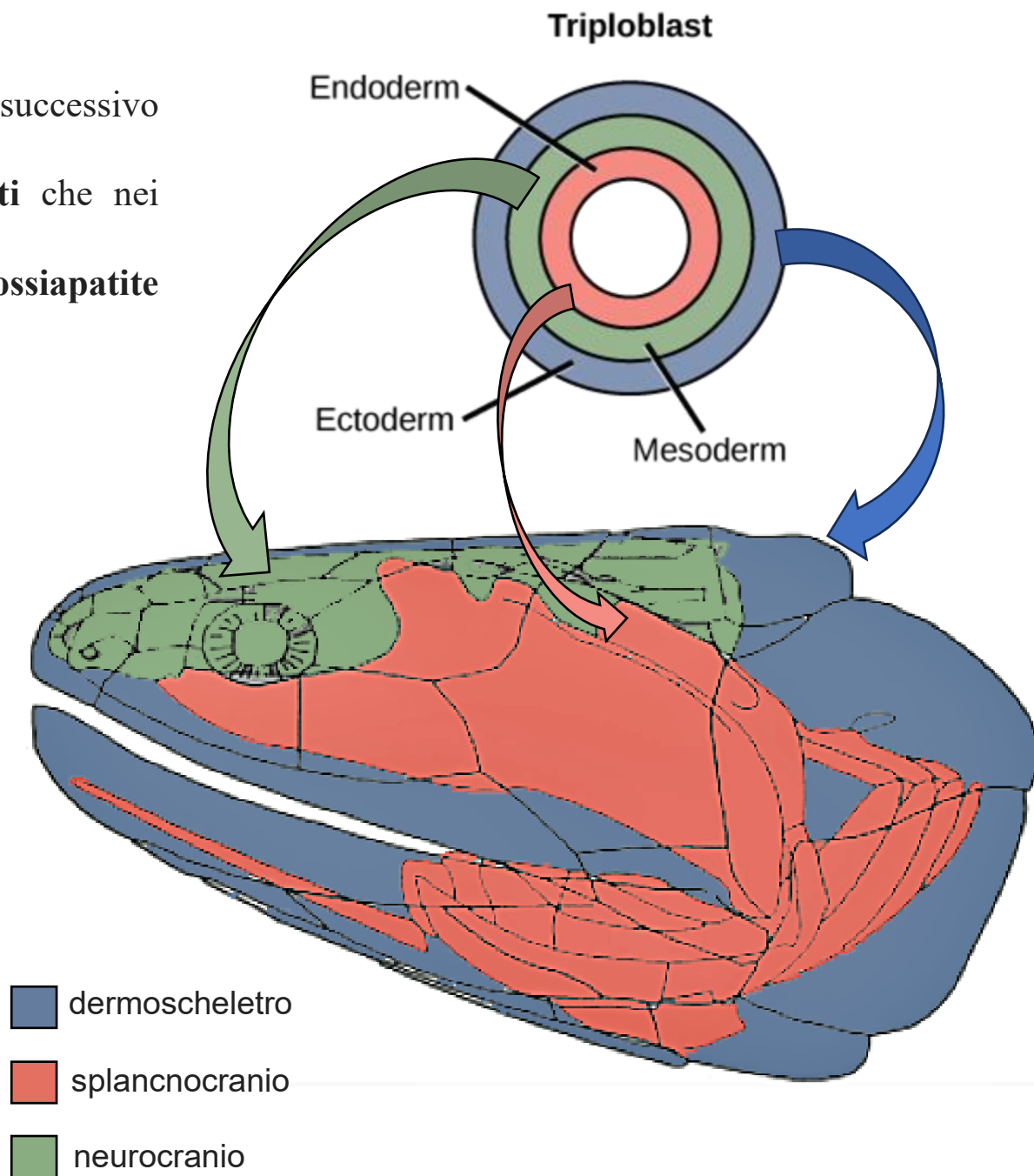


Origine dei tessuti mineralizzati

- Dopo la comparsa della testa nei primi vertebrati il passo successivo nell'evoluzione del gruppo è la **comparsa dei tessuti mineralizzati** che nei vertebrati sono costituiti da cristalli di un fosfato di calcio, l'**idrossiapatite** $\text{Ca}_{10}(\text{PO}_4)_6(\text{OH})_2$.

Le diverse parti mineralizzate dello scheletro si sviluppano dai diversi tipi di cellule che compongono l'embrione:

- Dall'ectoderma deriva lo scheletro dermico (**dermoscheletro**), comprendente le porzioni esterne del cranio, denti, scaglie e squame.
- Dal mesoderma derivano **neurocranio**, **scheletro assiale** (colonna vertebrale e costole), e **scheletro appendicolare** (pinne, arti e cinti).
- Dall'endoderma deriva lo **splancnocranio** (palato primario, mascelle, archi branchiali).



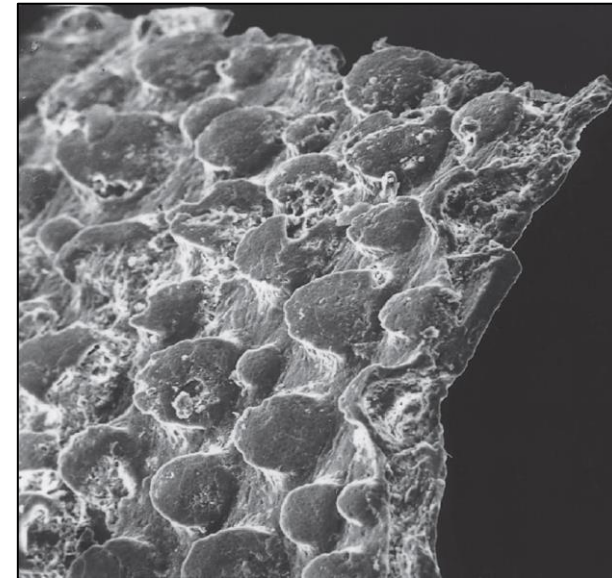
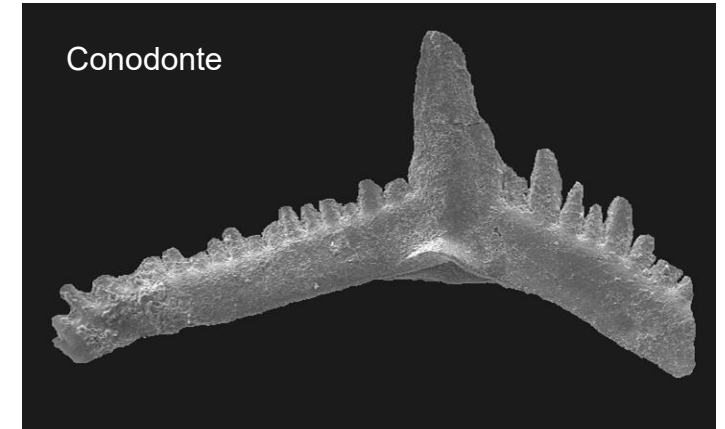
Eonothem / Eon Erathem / Era System / Period				Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma) 358.86 ±0.19
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper		Famennian	🚩	358.86 ±0.19
					Frasnian	🚩	372.15 ±0.46
			Middle		Givetian	🚩	382.31 ±1.36
					Eifelian	🚩	387.95 ±1.04
			Lower		Emsian	🚩	393.47 ±0.99
					Pragian	🚩	410.62 ±1.95
					Lochkovian	🚩	413.02 ±1.91
		Silurian	Pridoli			🚩	419.62 ±1.36
					Ludfordian	🚩	422.7 ±1.6
					Gorstian	🚩	425.0 ±1.5
			Wenlock		Homerian	🚩	426.7 ±1.5
					Sheinwoodian	🚩	430.6 ±1.3
			Llandovery		Telychian	🚩	432.9 ±1.2
					Aeronian	🚩	438.6 ±1.0
					Rhuddanian	🚩	440.5 ±1.0
		Ordovician	Upper		Hirnantian	🚩	443.1 ±0.9
						🚩	445.2 ±0.9
					Katian	🚩	452.8 ±0.7
			Middle		Sandbian	🚩	458.2 ±0.7
						🚩	469.4 ±0.9
					Darriwilian	🚩	471.3 ±1.4
			Lower		Floian	🚩	477.1 ±1.2
					Tremadocian	🚩	486.85 ±1.5
		Cambrian	Furongian		Stage 10		~ 491.0
					Jiangshanian	🚩	~ 494.2
					Paibian	🚩	~ 497.0
			Miaolingian		Guzhangian	🚩	~ 500.5
					Drumian	🚩	~ 504.5
					Wuliuan	🚩	~ 506.5
			Series 2		Stage 4		~ 514.5
					Stage 3		~ 521.0
		Terreneuvian			Stage 2		~ 529.0
					Fortunian	🚩	538.8 ±0.6

L'origine dello scheletro nei vertebrati

- I primi vertebrati con tessuti mineralizzati sono noti dal **Cambriano Medio (500 Ma)**.
 - Le prime strutture mineralizzate ad apparire sono state denti e denticoli dermali (di origine ectodermica).
- Altre strutture (es. colonna vertebrale) sono ancora cartilaginee.

I primi vertebrati con tessuti mineralizzati sono:

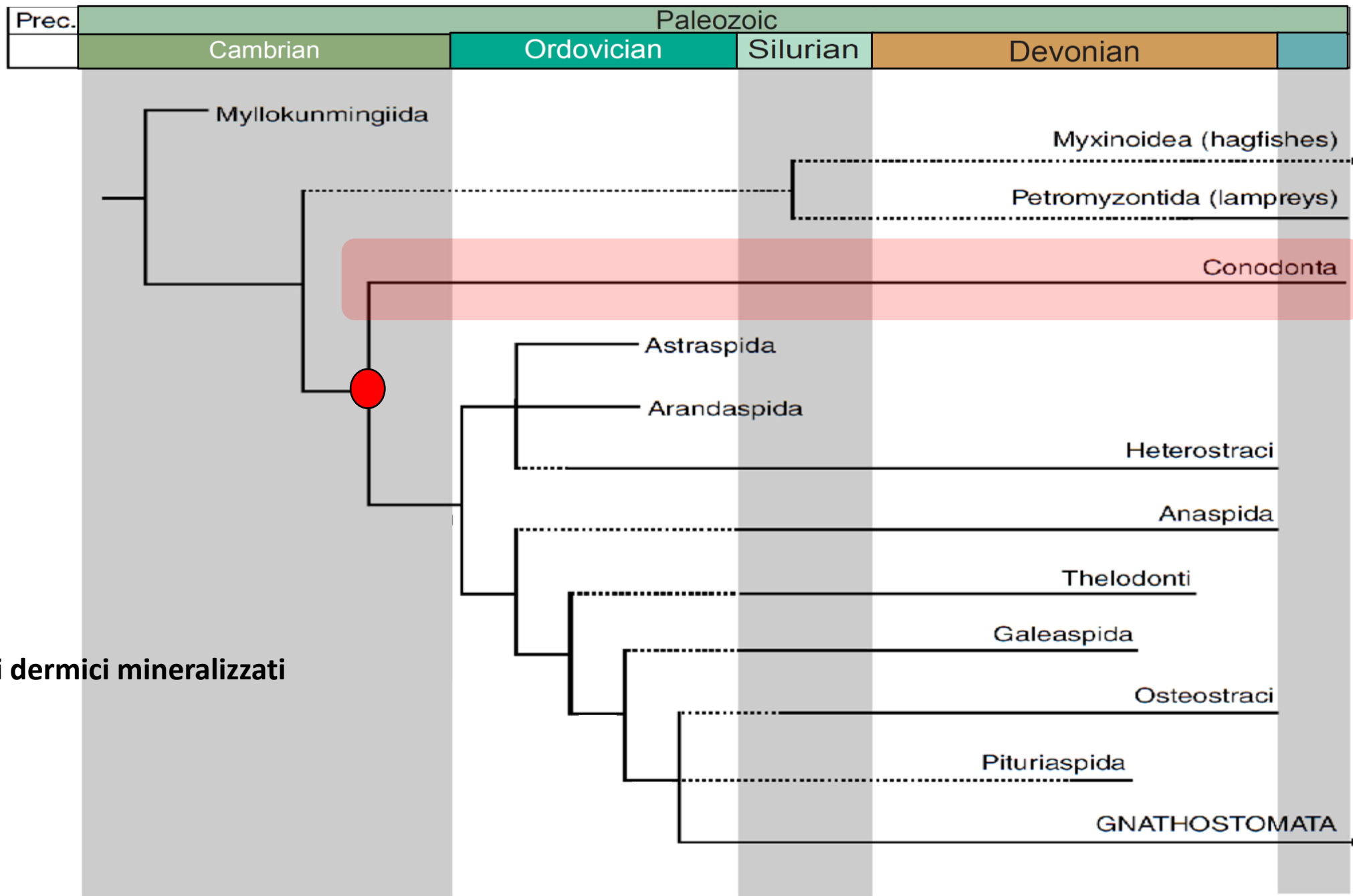
- Conodonti** (pesci con denti mineralizzati)
- Pteraspidomorfi** (i primi pesci corazzati, in particolare *Anatolepis*, solo rappresentato da scaglie)



Scaglie di *Anatolepis* (da Benton 2015)

← Primi tessuti mineralizzati (500 Ma)

← Primi vertebrati (Chenjiang, 525 Ma)



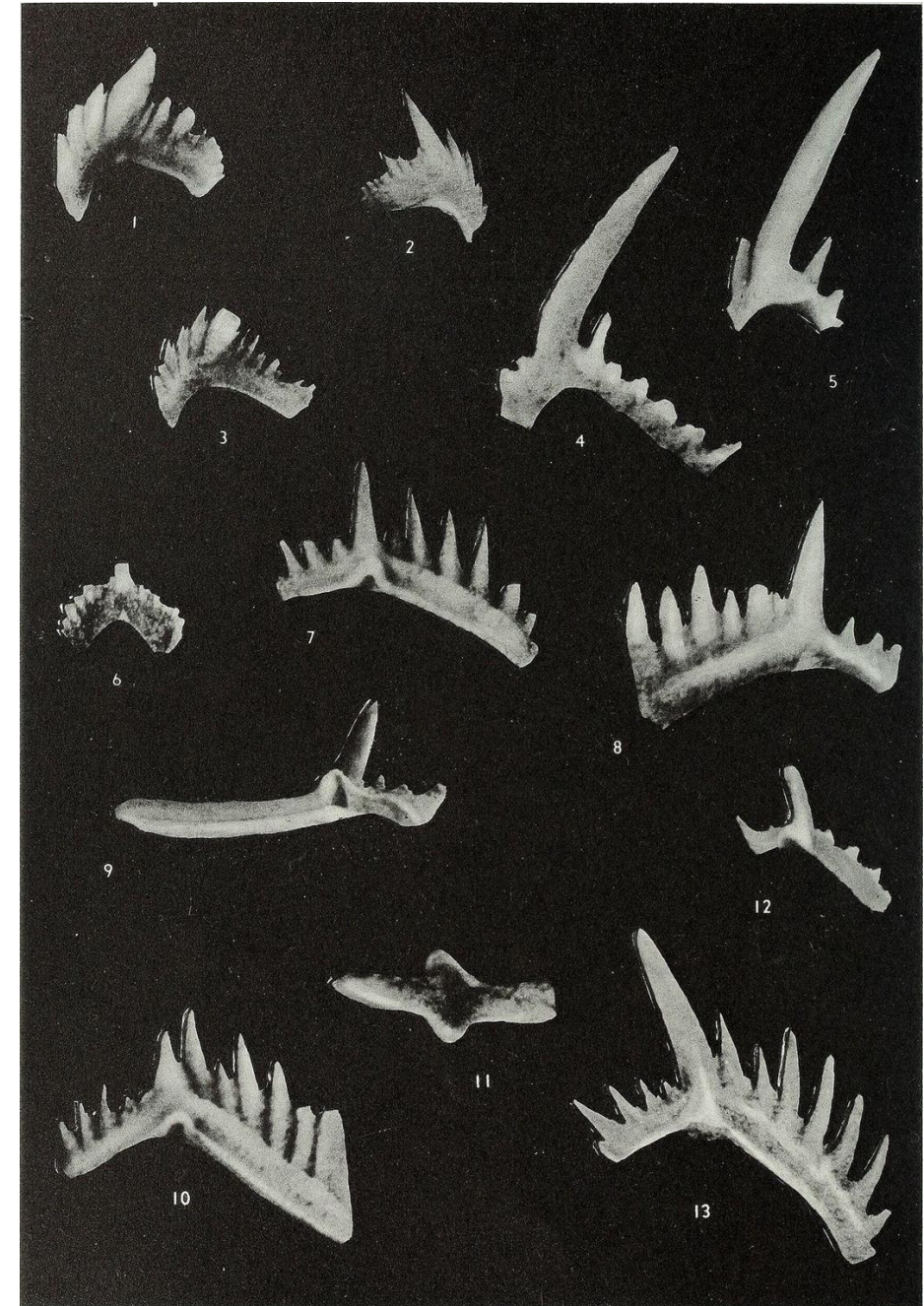
● Tessuti dermici mineralizzati

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe **Conodonta**

- Pesci estinti, i più antichi con tessuti mineralizzati, vissuti tra il Cambriano Medio e il Triassico Sup. (500-201 Ma).
- Per oltre 150 anni, fin dalla loro scoperta nel 1856 ad opera del paleontologo Christian Pander, i conodonti sono stati un mistero, conosciuti solo attraverso i loro denti mineralizzati (non si sapeva quale animale li avesse prodotti).

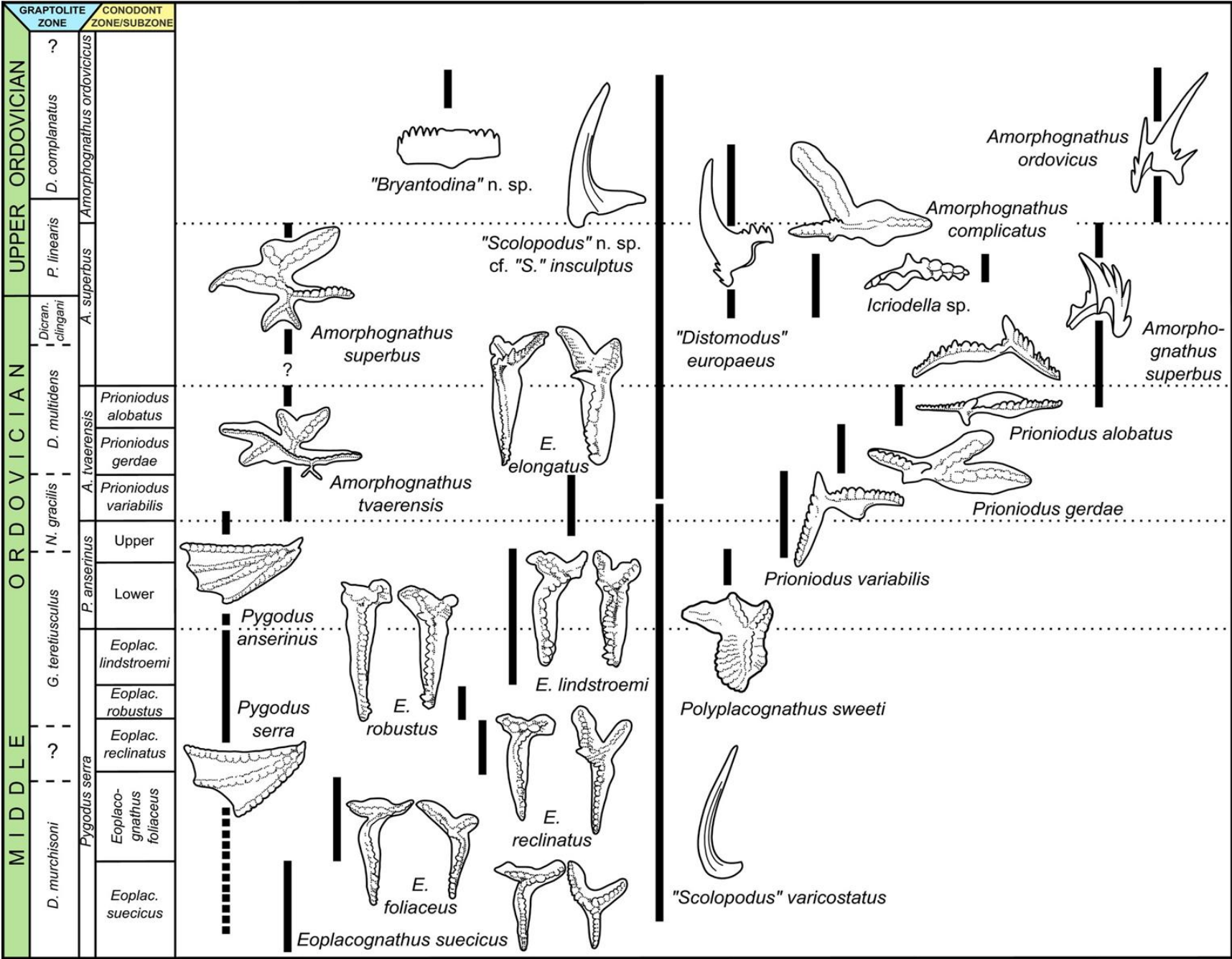


Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Conodonta

- Sebbene i pochi caratteri diagnostici presenti in questi ‘denti’ renda difficile stabilire le loro relazioni filogenetiche, la loro grande diversità morfologica e la presenza di specifiche forme in specifici periodi geologici li rende **importantissimi per la biostratigrafia**.
- Come le ammoniti, i conodonti sono infatti degli ottimi **fossili guida**, ovvero fossili estremamente utili per datare le rocce, e per correlare strati rocciosi di diverse aree geografiche.

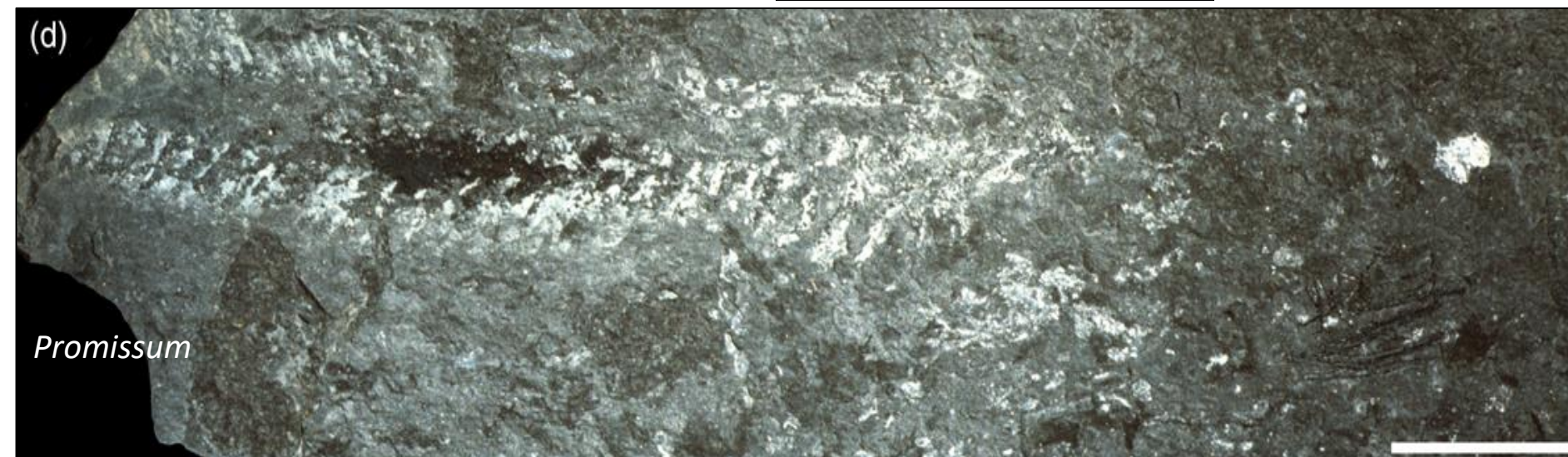
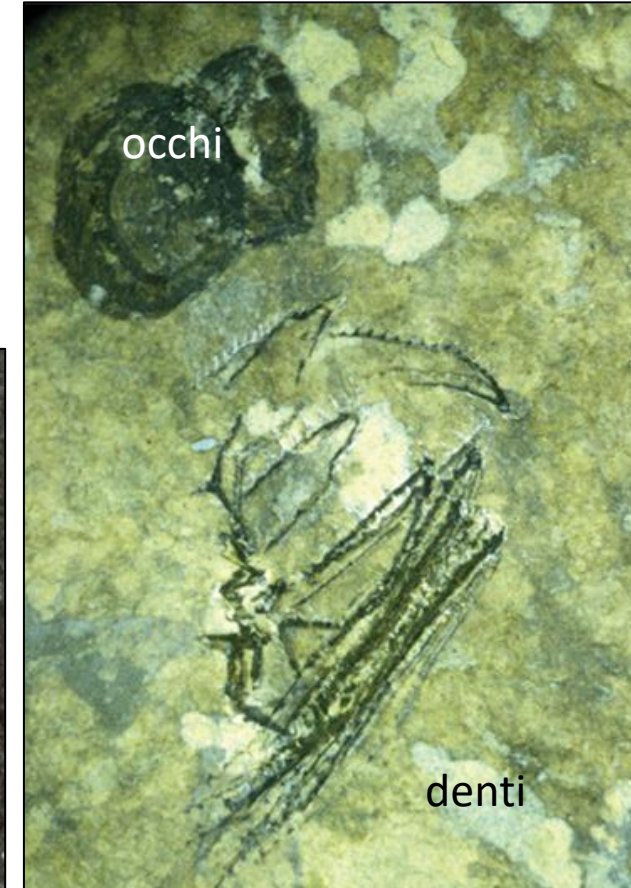
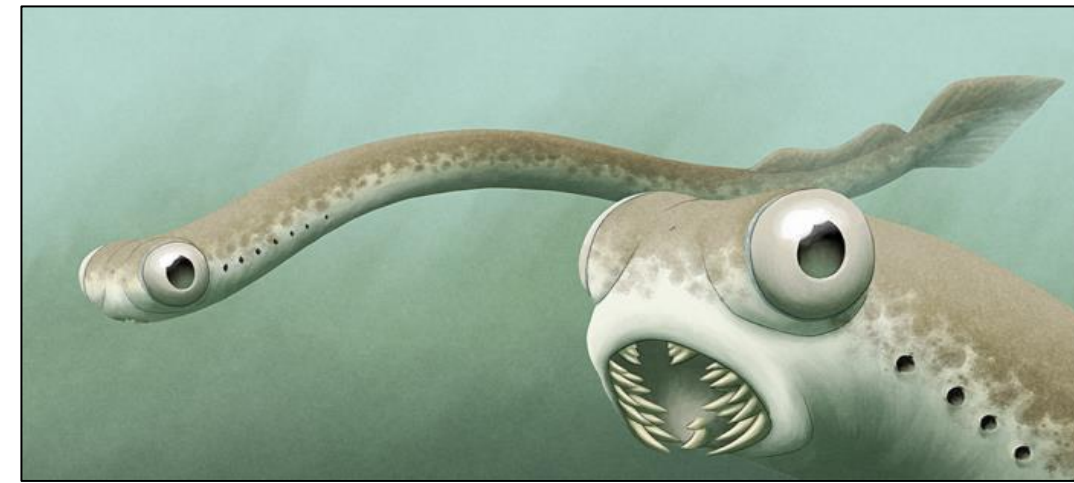
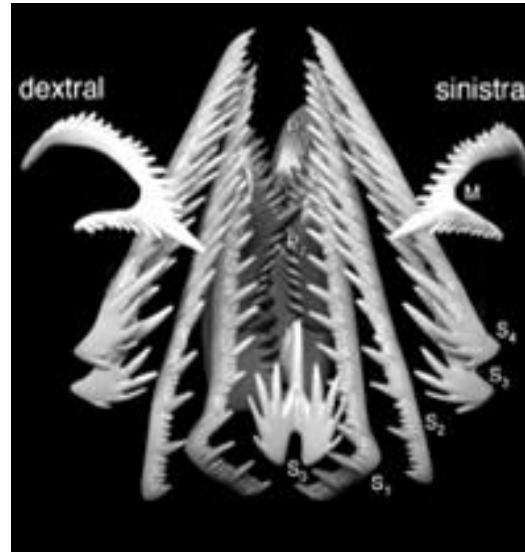


Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe **Conodonta**

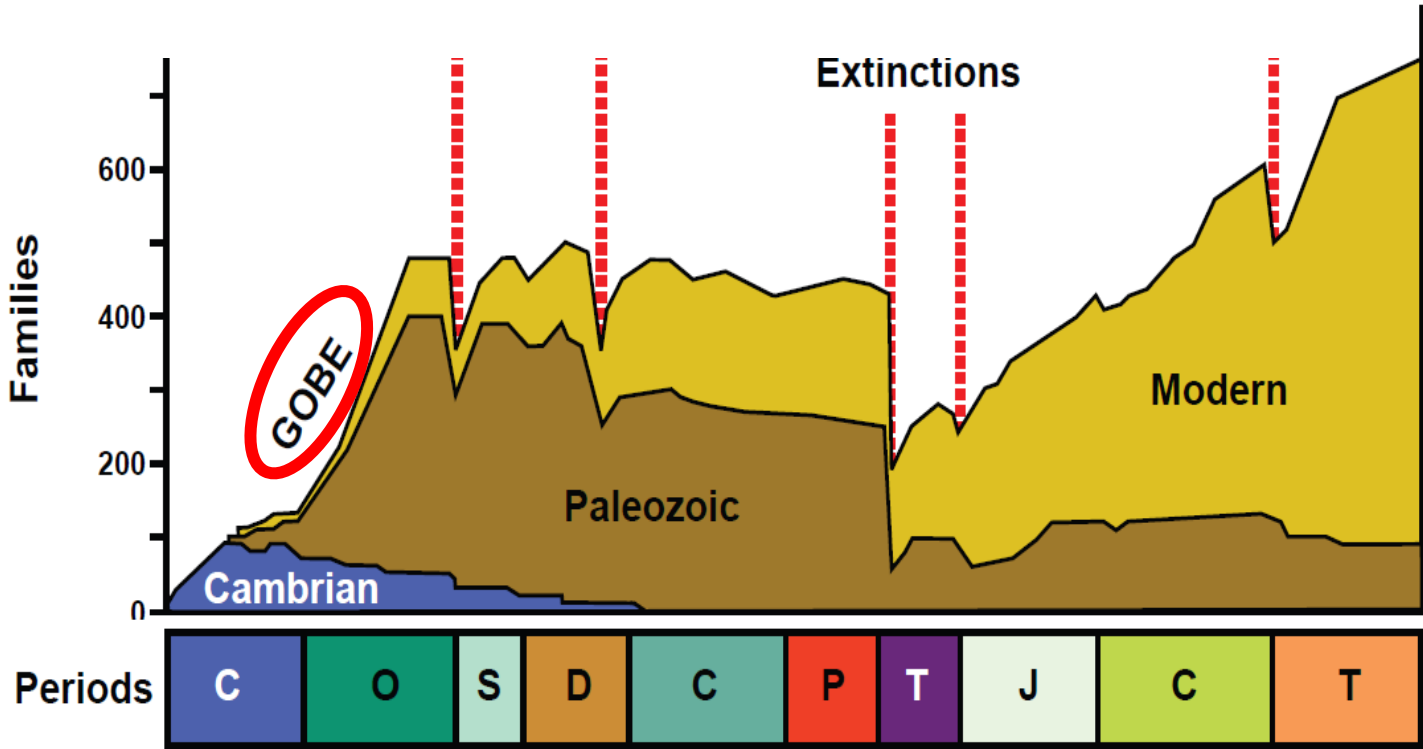
- A partire dagli anni '80 vennero ritrovati conodonti associati a tessuti molli e occhi, ad indicare che i conodonti non erano altro che parte dell'apparato boccale di vertebrati primitivi, tra i più antichi pesci agnati.



Eonothem / Eon		Erathem / Era		System / Period		Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)		
									358.86 ±0.19		
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian							
				Frasnian				372.15 ±0.46			
			Middle	Givetian				382.31 ±1.36			
				Eifelian				387.95 ±1.04			
			Lower	Emsian				393.47 ±0.95			
				Pragian				410.62 ±1.95			
				Lochkovian				413.02 ±1.91			
			Silurian	Pridoli					419.62 ±1.36		
				Ludlow	Ludfordian				422.7 ±1.6		
					Gorstian				425.0 ±1.5		
		Wenlock		Homerian				426.7 ±1.5			
				Sheinwoodian				430.6 ±1.3			
		Llandovery		Telychian				432.9 ±1.2			
				Aeronian				438.6 ±1.0			
				Rhuddanian				440.5 ±1.0			
		Ordovician	Upper	Hirnantian				443.1 ±0.9			
				Katian				445.2 ±0.9			
				Sandbian				452.8 ±0.7			
			Middle	Darriwilian				458.2 ±0.7			
				Dapingian				469.4 ±0.9			
			Lower	Floian				471.3 ±1.4			
				Tremadocian				477.1 ±1.2			
								486.85 ±1.5			
		Cambrian	Furongian	Stage 10							
				Jiangshanian				~ 491.0			
				Paibian				~ 494.2			
			Miaolingian	Guzhangian				~ 497.0			
				Drumian				~ 500.5			
				Wuliuan				~ 504.5			
			Series 2	Stage 4				~ 506.5			
				Stage 3				~ 514.5			
			Terreneuvian	Stage 2				~ 521.0			
				Fortunian				~ 529.0			
											538.8 ±0.6

Il Grande Evento di Biodiversificazione Ordoviciano (GOBE; 475 - 450 Ma)

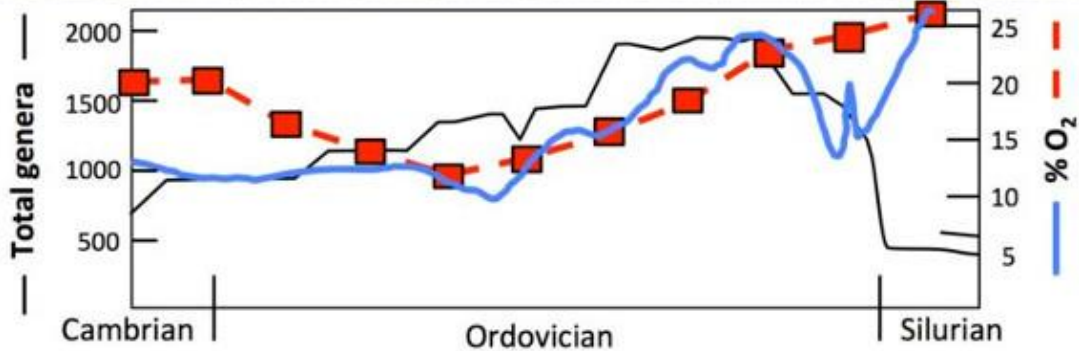
- Circa 50 Ma dopo l'esplosione cambriana si assiste ad un ulteriore evento di diversificazione delle faune marine che durerà circa 25 milioni di anni: il **Grande Evento di Biodiversificazione Ordoviciano**.
- Mentre durante l'esplosione cambriana si assiste all'origine di taxa a livello di phyla (tutti gli esistenti, oltre a molti altri oggi estinti), di nuovi piani corporei, e alla comparsa delle strutture mineralizzate, durante il GOBE si assiste alla nascita di nuovi taxa a livello di **ordini, famiglie, generi, e specie**: nasce la **Fauna Paleozoica**.



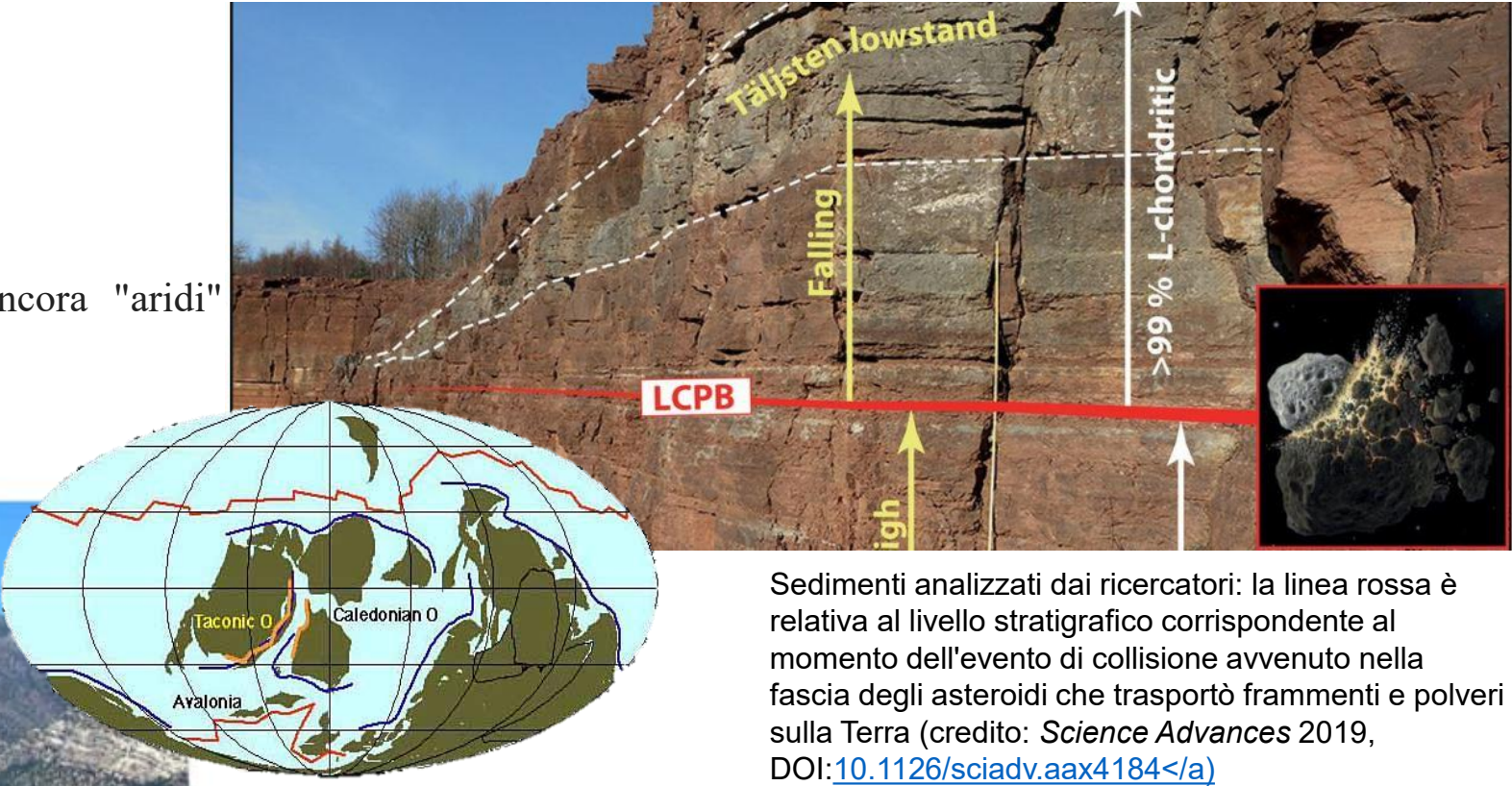
GOBE: Possibili cause

Cause abiotiche (ambientali)

Durante l'Ordoviciano gli oceani separavano gli ancora "aridi" continenti di Laurentia, Baltica, Siberia e Gondwana.



Aumento dell'ossigeno nella formazione Shingle Pass Limestone (Nevada, USA)



Sedimenti analizzati dai ricercatori: la linea rossa è relativa al livello stratigrafico corrispondente al momento dell'evento di collisione avvenuto nella fascia degli asteroidi che trasportò frammenti e polveri sulla Terra (credito: *Science Advances* 2019, DOI:[10.1126/sciadv.aax4184](https://doi.org/10.1126/sciadv.aax4184))

Durante questo periodo si assiste ad eventi che avrebbero favorito la diversificazione animale:

- Incremento del tenore di ossigeno
- Trasgressione marina
- Incremento attività tettonica e vulcanesimo
- Impatto di asteroidi (estinzione cambriana e poi rinnovamento?)
- Erosione marina

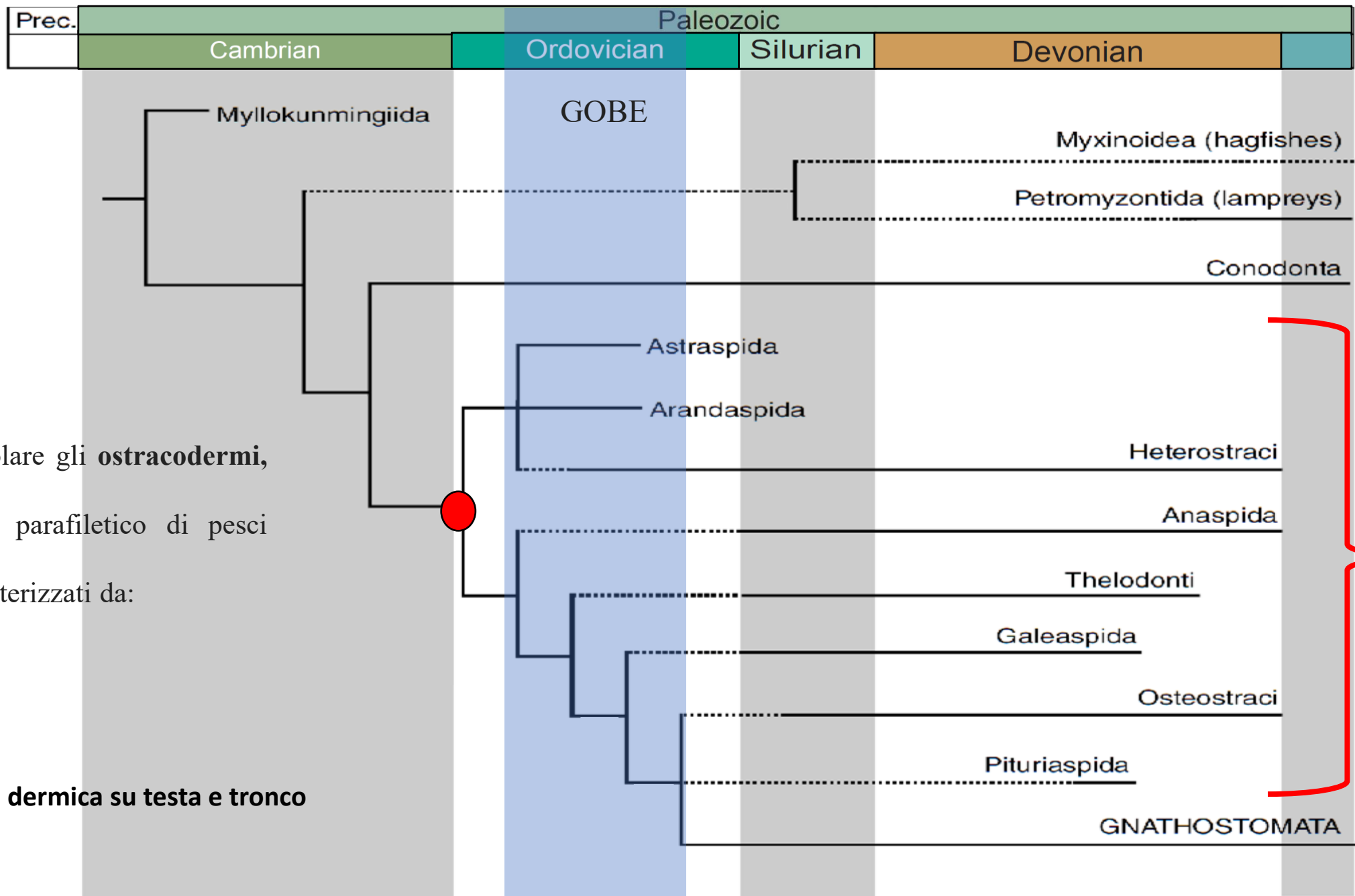
GOBE: Possibili cause

Cause biotiche (ecologiche)

- Aumentata competizione
- Incremento della predazione
- Incremento nella diversità del plankton



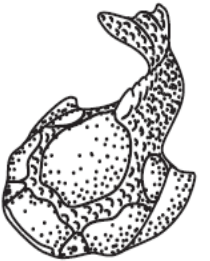
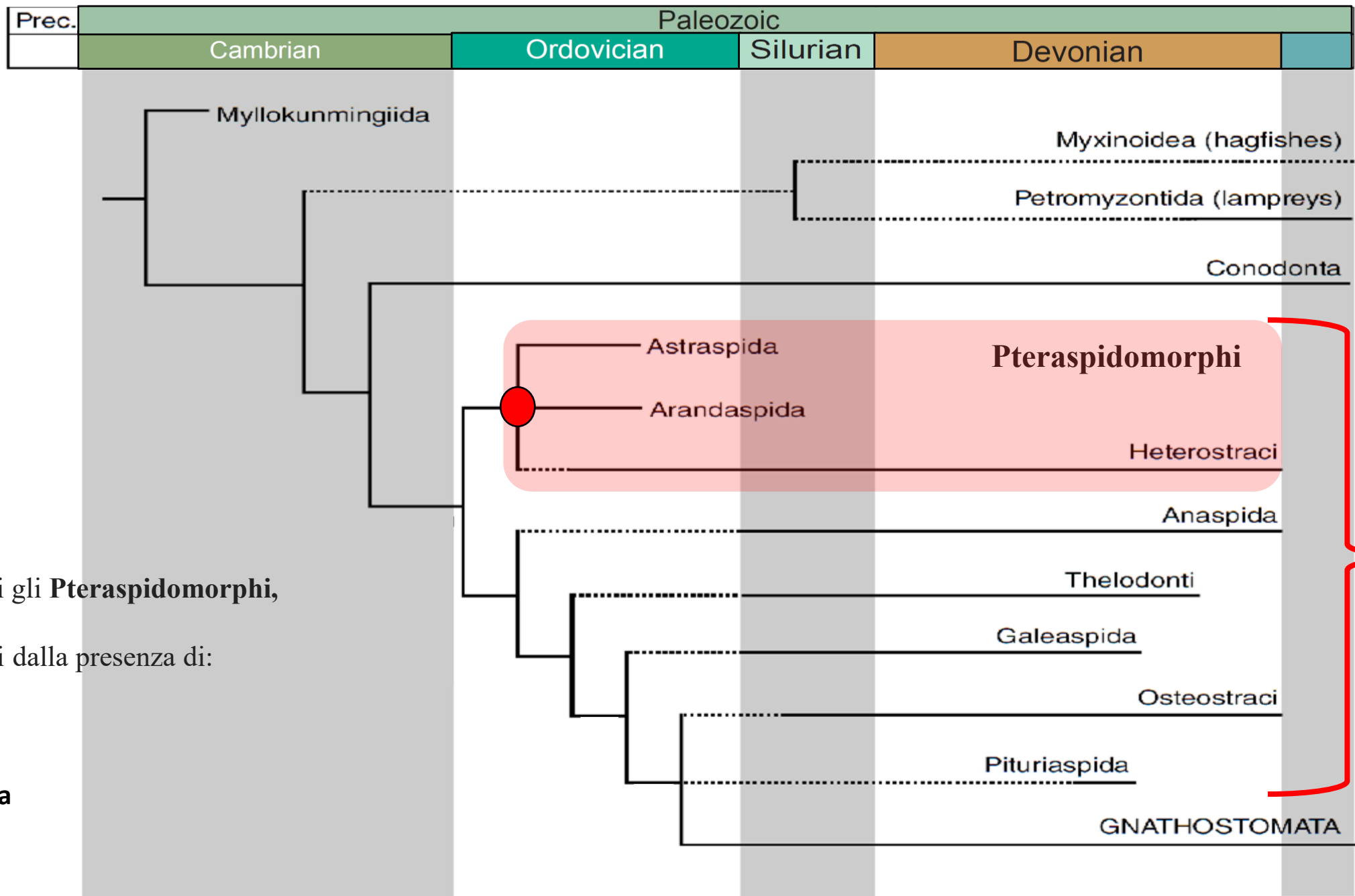
Qualunque sia stata la causa, durante il GOBE si assiste alla comparsa e diversificazione di numerosi gruppi di pesci agnati...



...in particolare gli **ostracodermi**,
un gruppo parafiletico di pesci
agnati caratterizzati da:

● **Corazza dermica su testa e tronco**

"ostracodermi"



"ostracodermi"

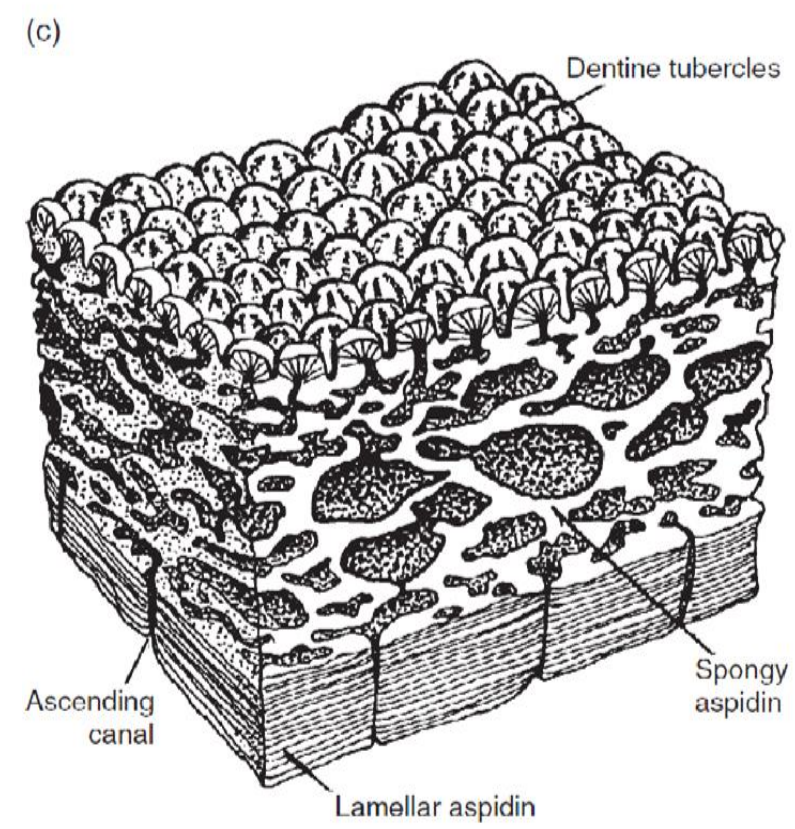
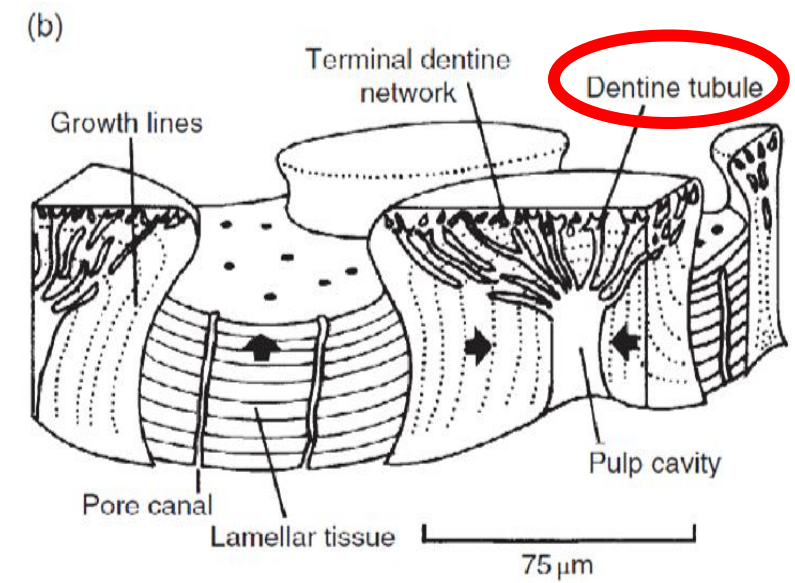
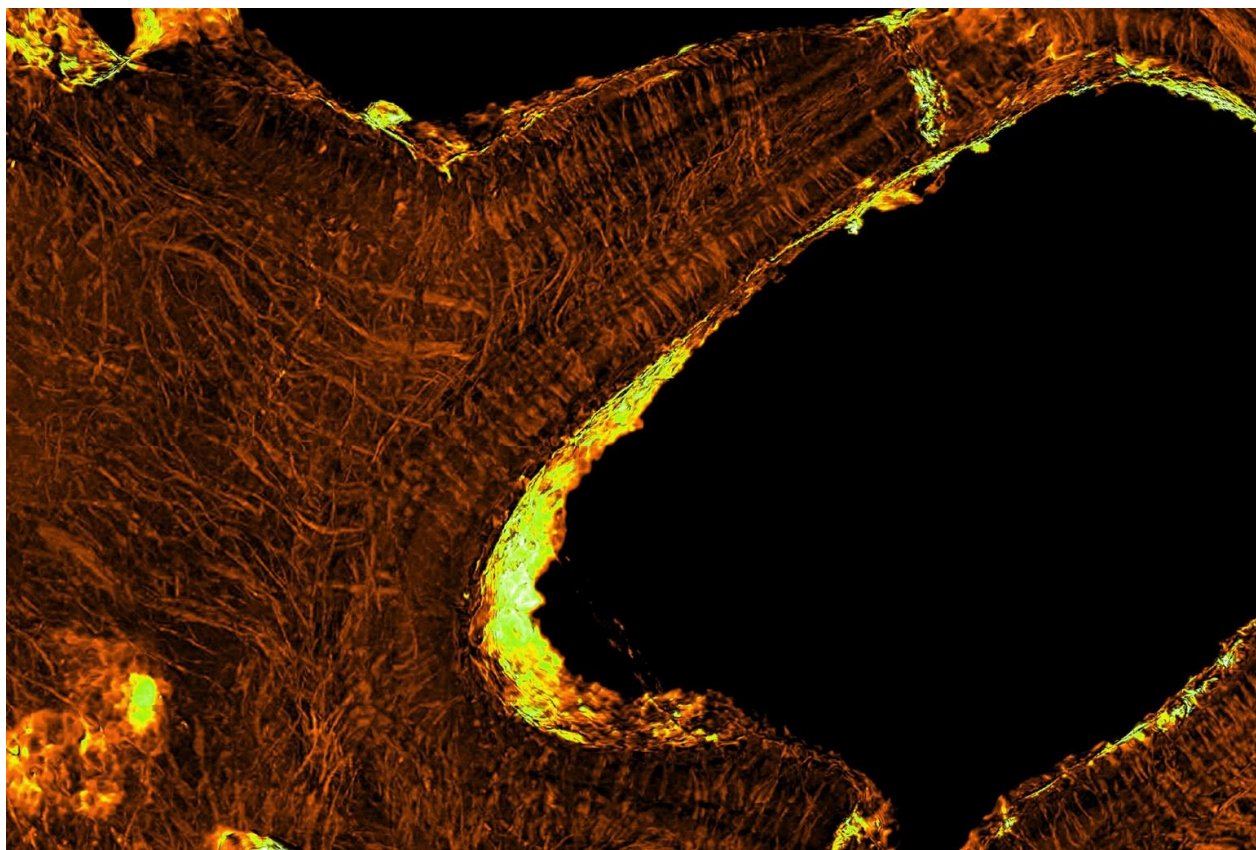
...e tra questi gli **Pteraspidomorphi**,
caratterizzati dalla presenza di:



Aspidina

L'aspidina: un carattere esclusivo degli Pteraspidomorfi

Tessuto mineralizzato in idrossiapatite che forma la maggior parte dello scheletro dermico esterno di tutti gli pteraspidomorfi. A livello microscopico, l'aspidina è attraversata da minuscoli tubi, che sono abbastanza diversi da qualsiasi cosa si trovi nei tessuti mineralizzati dei vertebrati viventi.



Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe **Pteraspidomorphi**

- Gli pteraspidomorfi sono gruppo estinto di pesci "agnati", ovvero privi di mascelle. I loro resti sono stati rinvenuti in strati che vanno dal Cambriano Sup. al Devoniano (490 a 370 milioni di anni).



- Piccoli pesci di circa 20 cm di lunghezza.
- Massiccio scudo osseo costituito da diversi grandi placche che ricoprono la testa e la parte anteriore del corpo.
- Coda mobile ricoperta di piccole piastre.

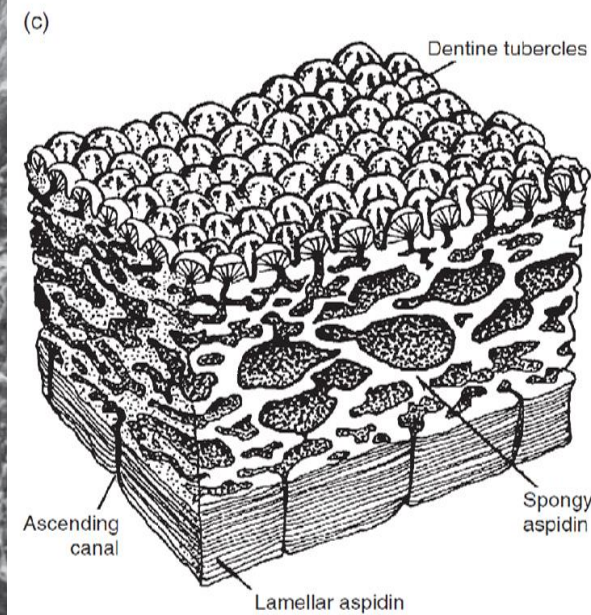
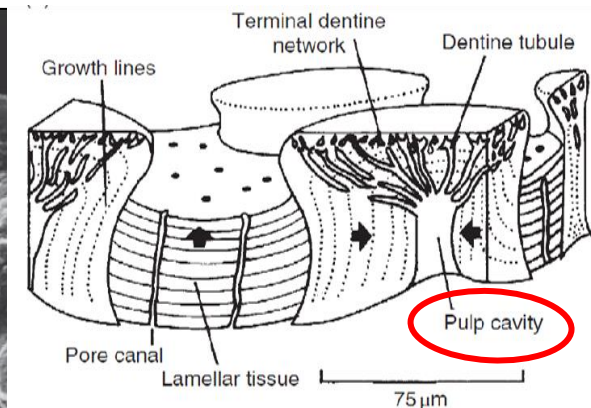
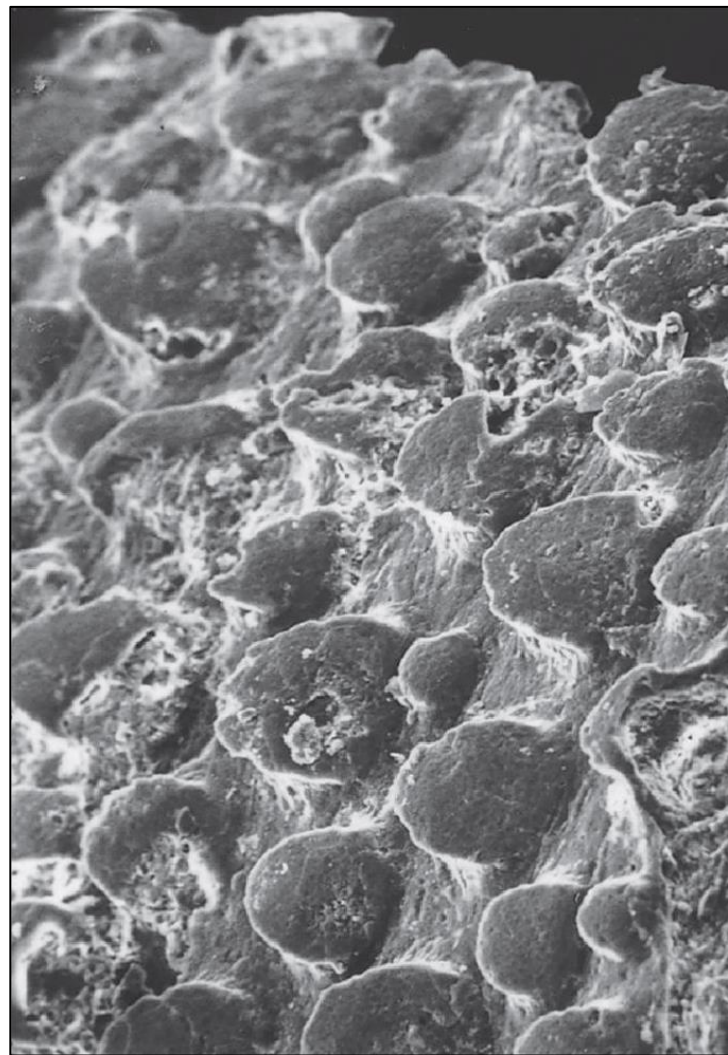
Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Pteraspidomorphi

Genere *Anatolepis*

- I più antichi pteraspidomorfi provengono dal **Cambriano Superiore** del Wyoming e Groenlandia e sono rappresentati da *Anatolepis*.
- *Anatolepis* non è rappresentato da individui completi ma da scaglie che formano una "**corazza dermica**" di tubercoli ossei formati da aspidina che circonda una cavità pulpale (e quindi forse omologhi alle scaglie placoidi di squali e razze).
- Gli pteraspidomorfi mostrano che le ossa dermiche (denti e scaglie) si originarono poco dopo l'origine dei vertebrati, e che **solo più tardi si originerà una colonna vertebrale mineralizzata**, sinapomorfia dei vertebrati più avanzati.



La "corazza dermica" di *Anatolepis*; Cambriano Sup. del Wyoming (da Benton 2015)

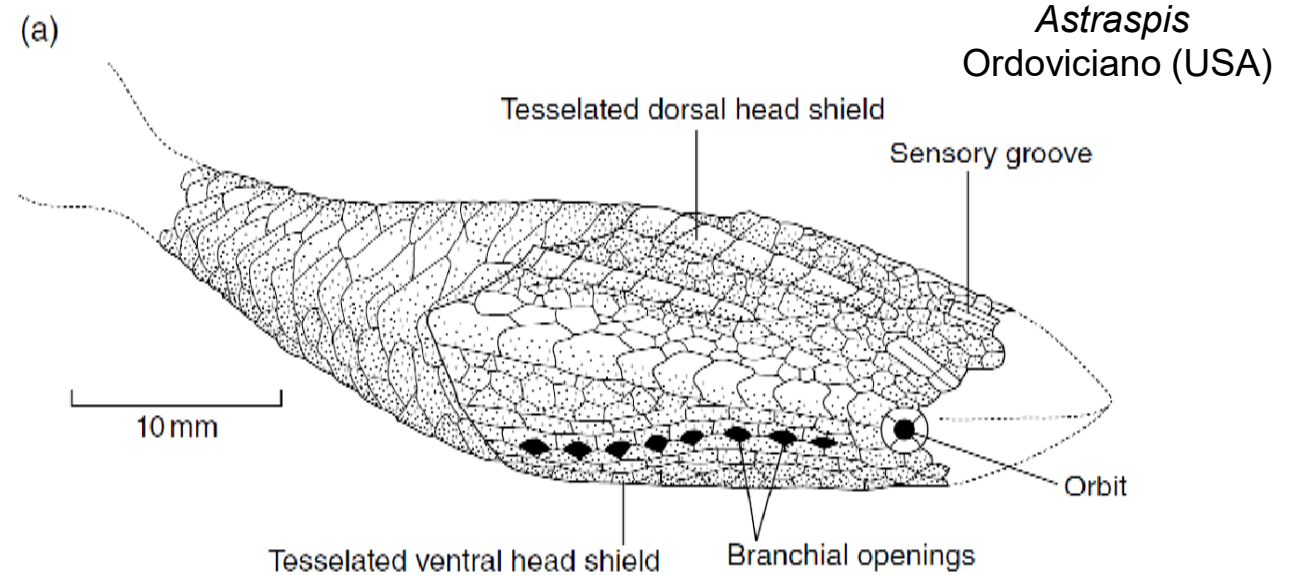
Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Pteraspidomorphi

Sottoclasse Astrapida

- Gli astraspidi come *Astraspis* (Ordoviciano, USA) avevano un ampio scudo cefalico composto da un complesso sistema di placche ossee formate da dentina e ricoperte di smalto, separate e piatte che circondano grandi occhi su entrambi i lati.
- 8 aperture branchiali separate.
- Scaglie a forma di stella su gran parte del corpo (da cui il nome).



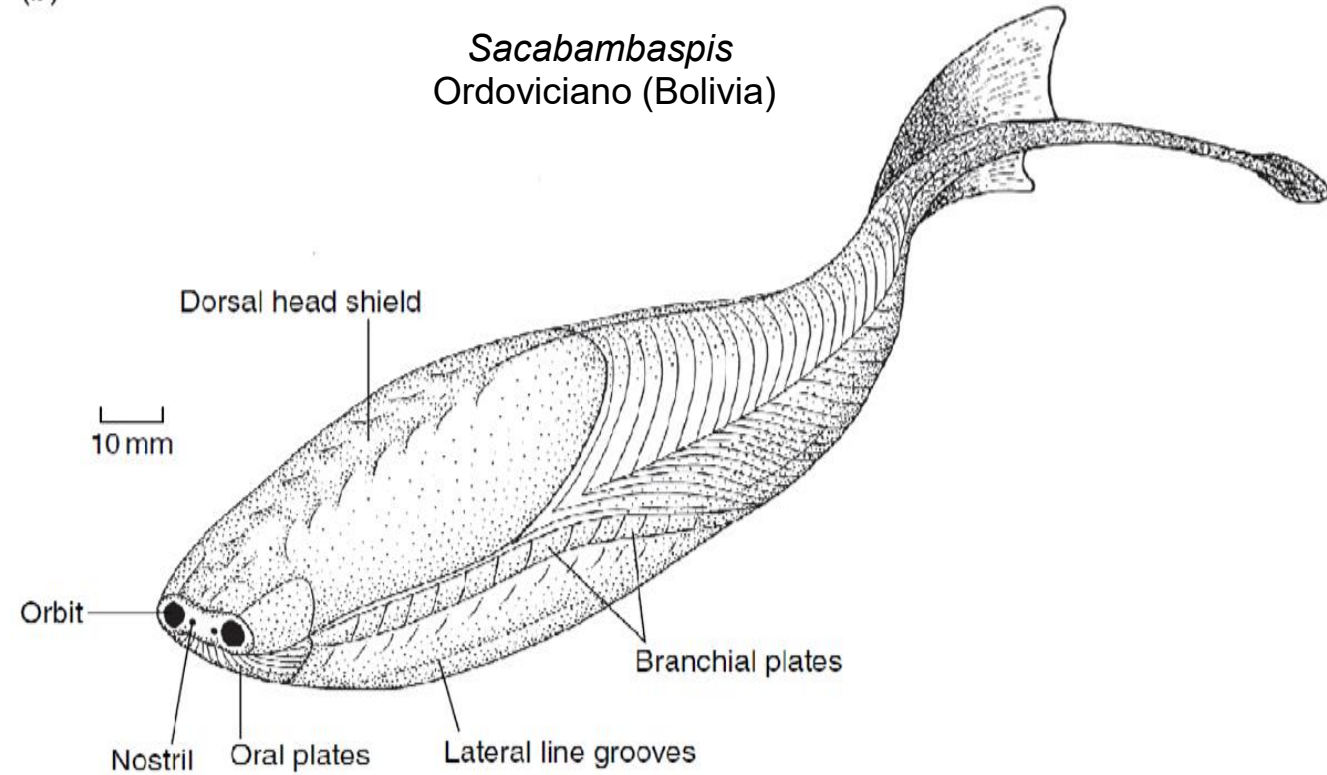
Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Pteraspidomorphi

Sottoclasse Arandaspida

- Gli arandaspidi come *Sacabambaspis* (Ordoviciano, Bolivia) avevano uno scudo cefalico costituito da una grande piastra dorsale e da una piastra ventrale convessa o piatta.
- Aperture branchiali coperte da piastre ossee.
- Scaglie allungate e sovrapposte coprono il corpo dietro lo scudo cefalico.
- Occhi molto in avanti
- Due piccole narici tra gli occhi.
- Bocca armata da piastre sottilissime.

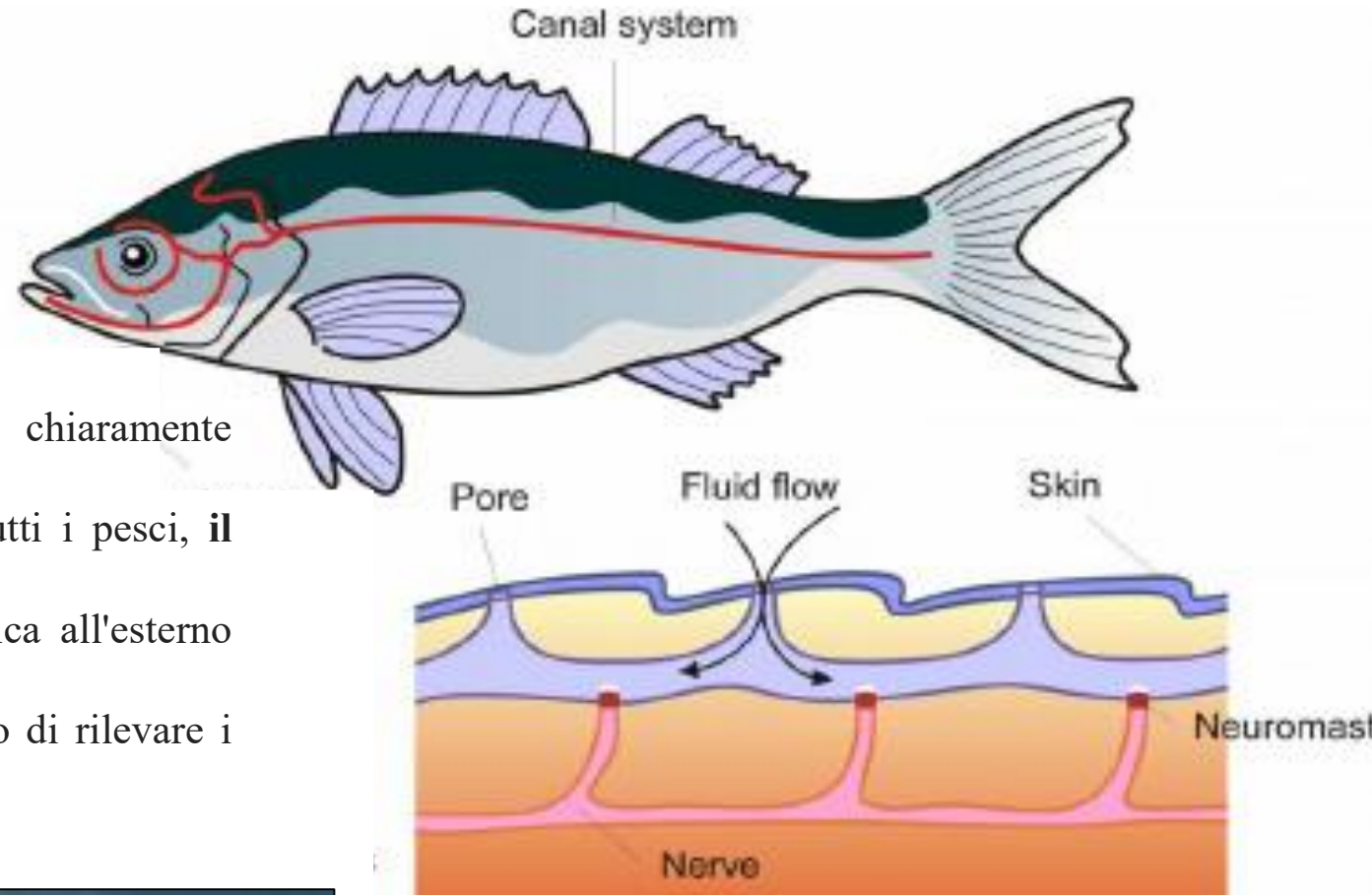


Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Pteraspidomorphi

- Le piastre cefaliche di astraspidi e arandaspidi mostrano chiaramente evidenza di una peculiare struttura sensoriale presente di tutti i pesci, **il sistema della linea laterale**, un canale interno che comunica all'esterno tramite pori aperti, collegato a terminazioni nervose in grado di rilevare i movimenti nell'acqua, prodotti da prede e predatori.

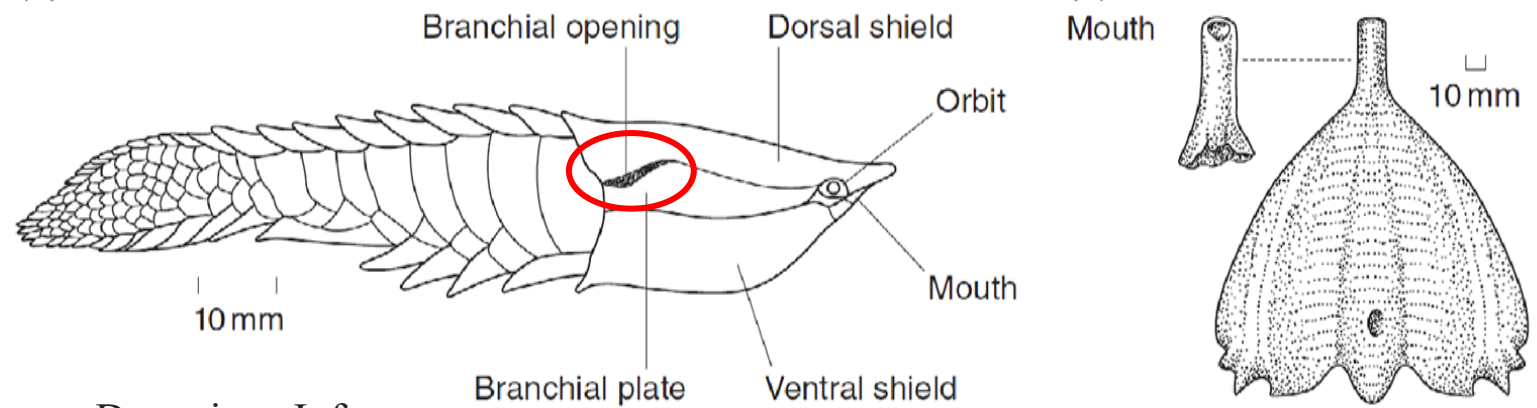


Phylum Chordata

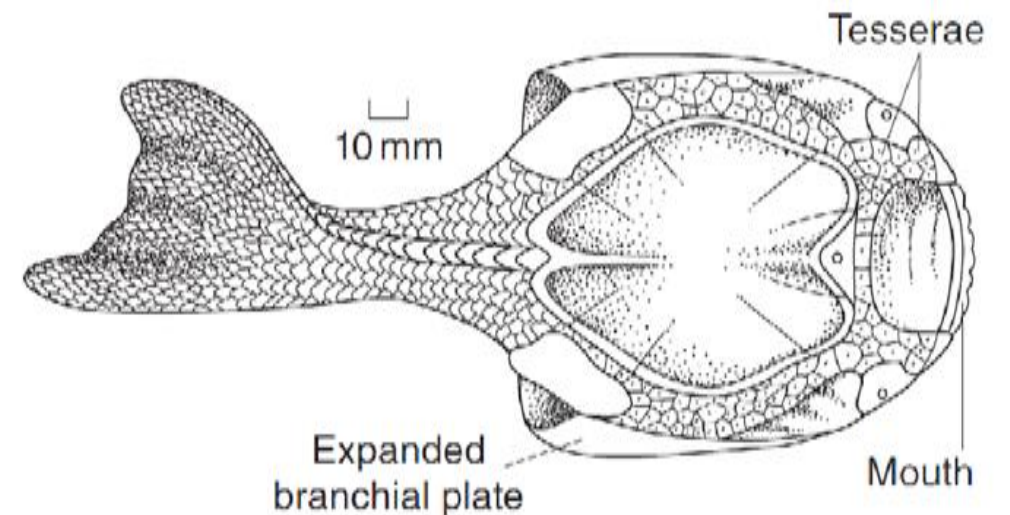
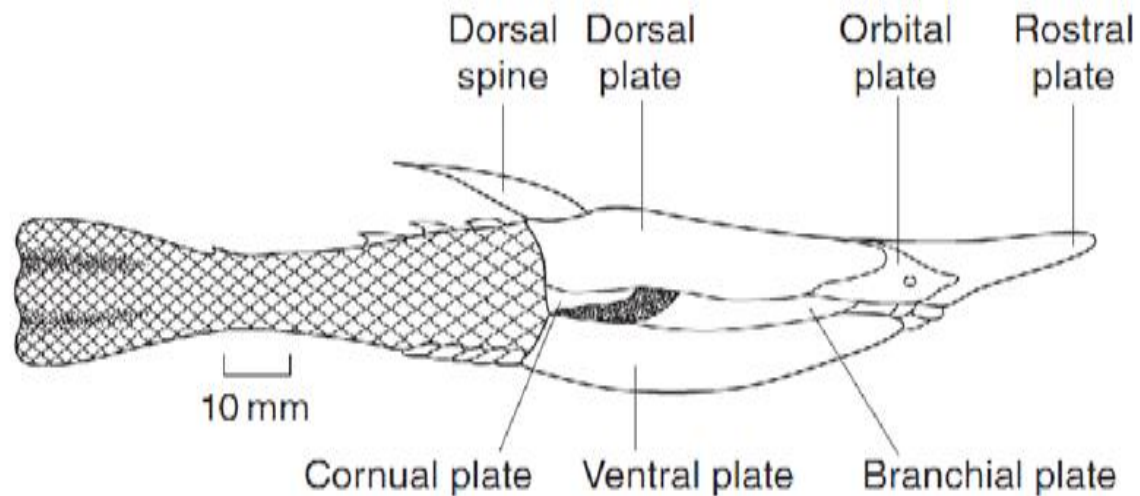
Subphylum Vertebrata

Classe **Pteraspidomorphi**

Sottoclasse **Heterostraci**



- Grande gruppo di circa 300 specie presenti tra Siluriano e Devoniano Inf.
- Erano tutti corazzati, con un consistente scudo formato da una piastra dorsale e una ventrale.
- Presenti una o più placche branchiali su entrambi i lati della testa
- Si distinguono da astraspidi e arandaspidi per una **singola apertura branchiale** su ciascun lato in cui si aprono le branchie.





Doryaspis nathorsti



Errivaspis waynensis

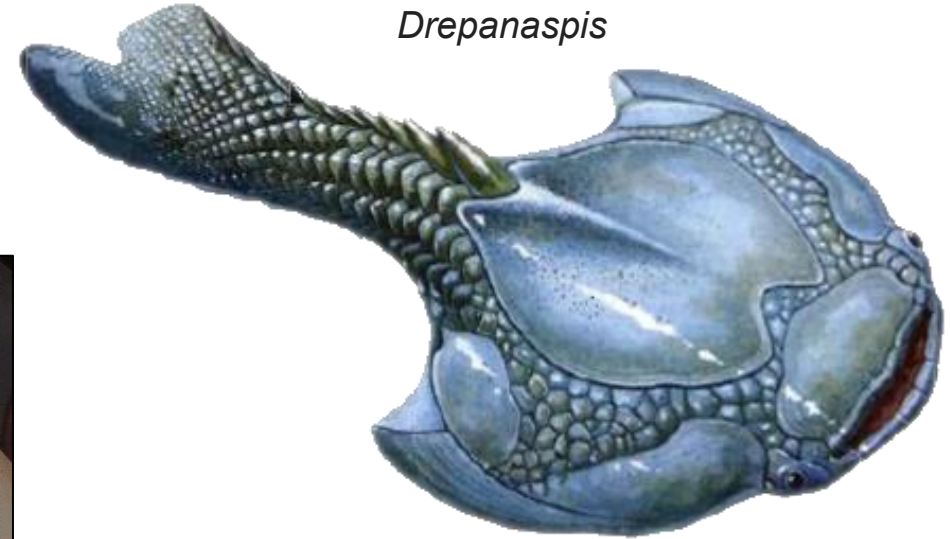
- La forma appiattita del corpo suggerirebbe una modalità di vita **nectobentonica**.

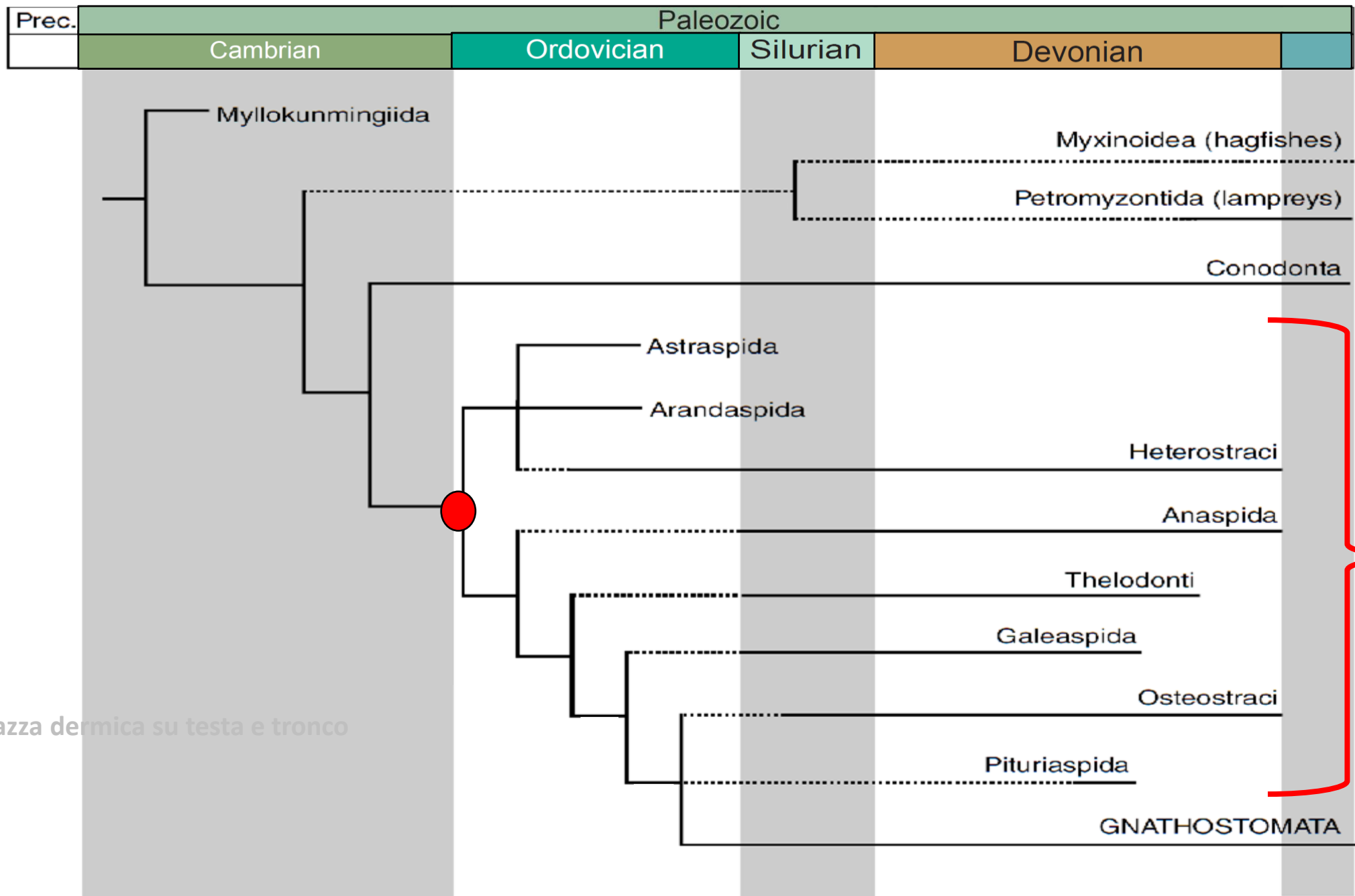


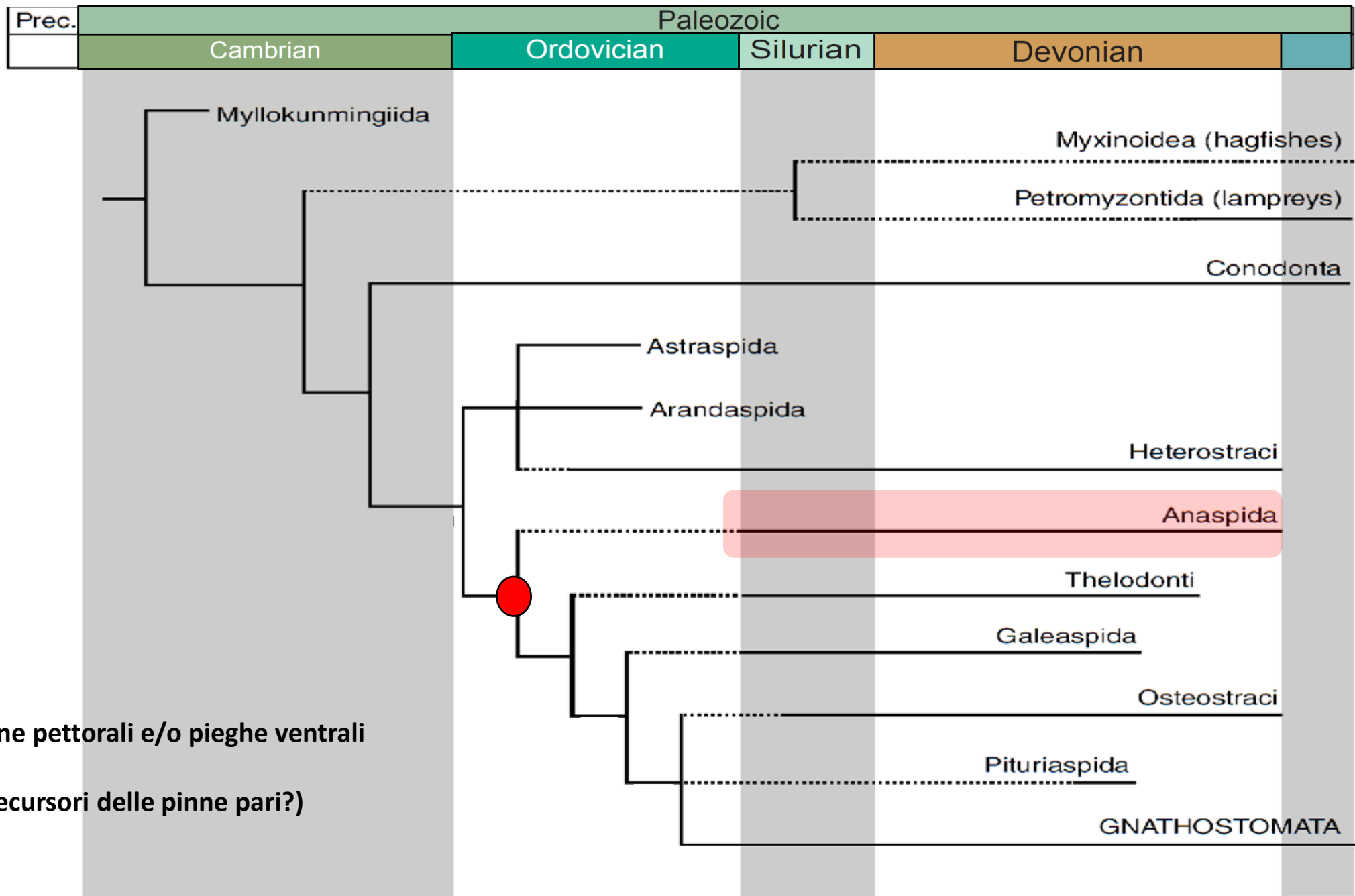
Pteraspis



Drepanaspis



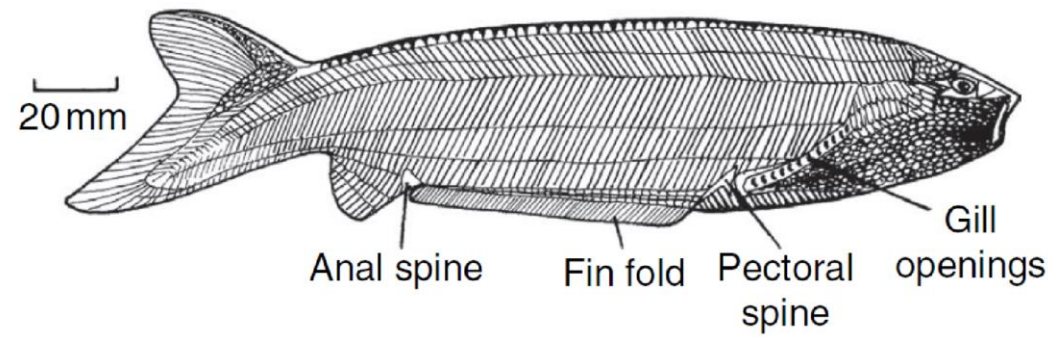




Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe **Anaspida**



- Sono noti grazie a circa 20 specie tra Siluriano e Devoniano.
- Lunghi intorno ai 10-20 cm.
- Scheletro interno cartilagineo, bocca terminale, occhi piccoli, singola narice dorsale.
- Copertura di scaglie e placche mineralizzate nella regione cefalica; allungate e disposte su più file nel resto del corpo.
- **Due spine pettorali e pieghe (o lembi) ventrali (non ancora vere pinne).**
- Pinna caudale eterocerca, con notocorda che si inserisce nel lobo ventrale più allungato del dorsale.



Pterygolepis nitidus, Siluriano Inferiore



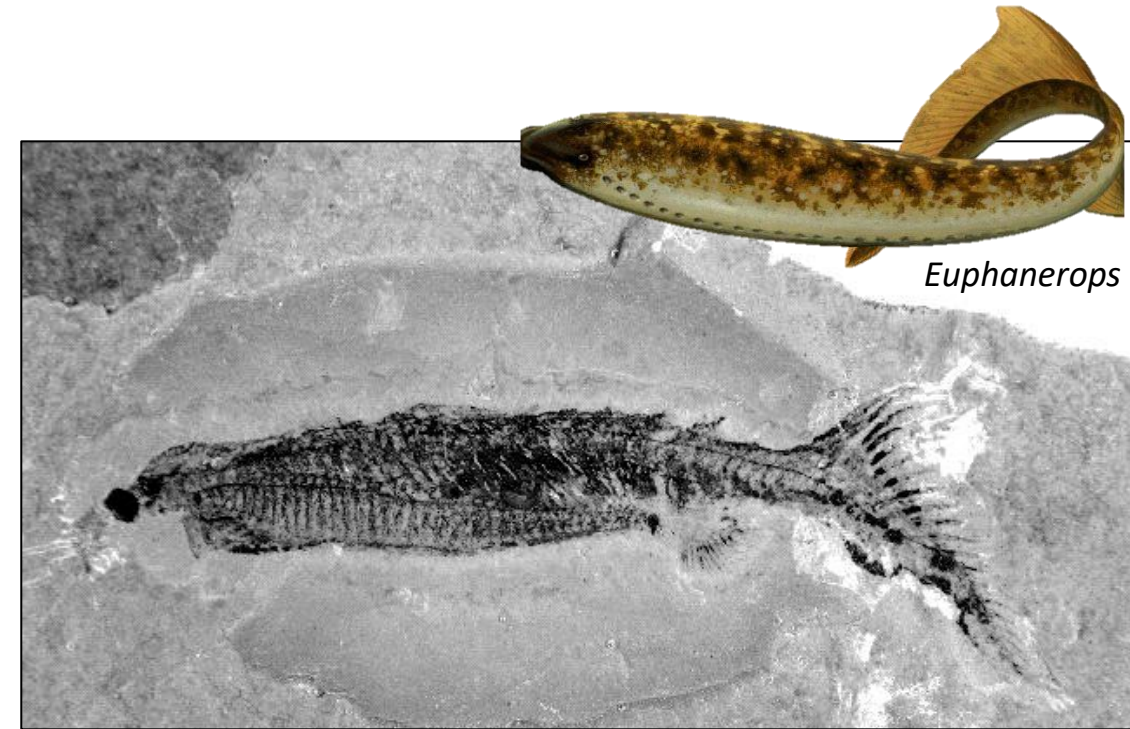
Birkenia elegans, Siluriano Sup., UK

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Anaspida

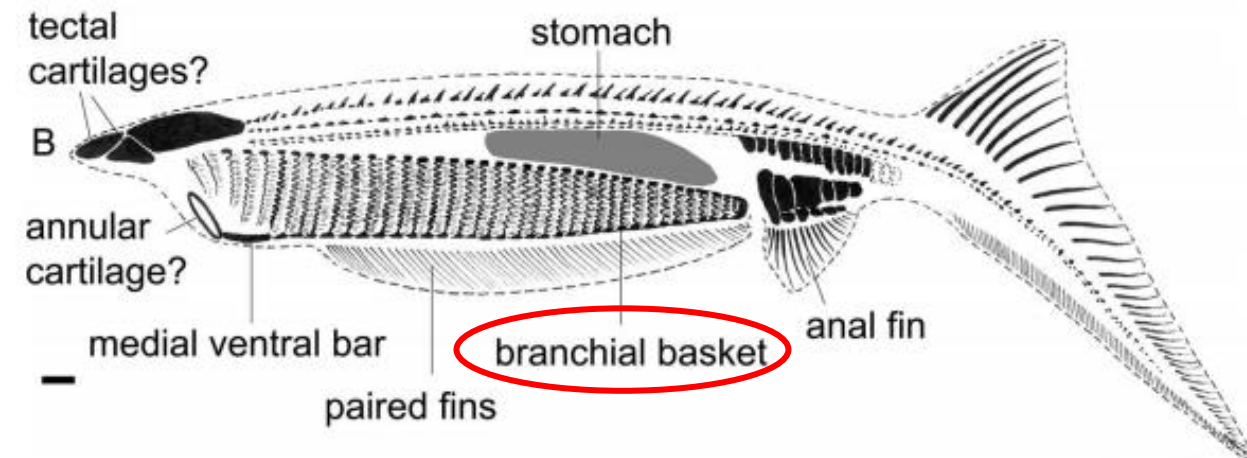
- Caratteristica unica degli anaspidi è la presenza di una **cesta branchiale** con fino a 30 paia di branchie.
- Questa specializzazione estrema, sconosciuta in altri vertebrati, era forse un adattamento alla vita in acque a basso tenore di ossigeno.

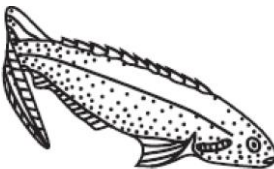
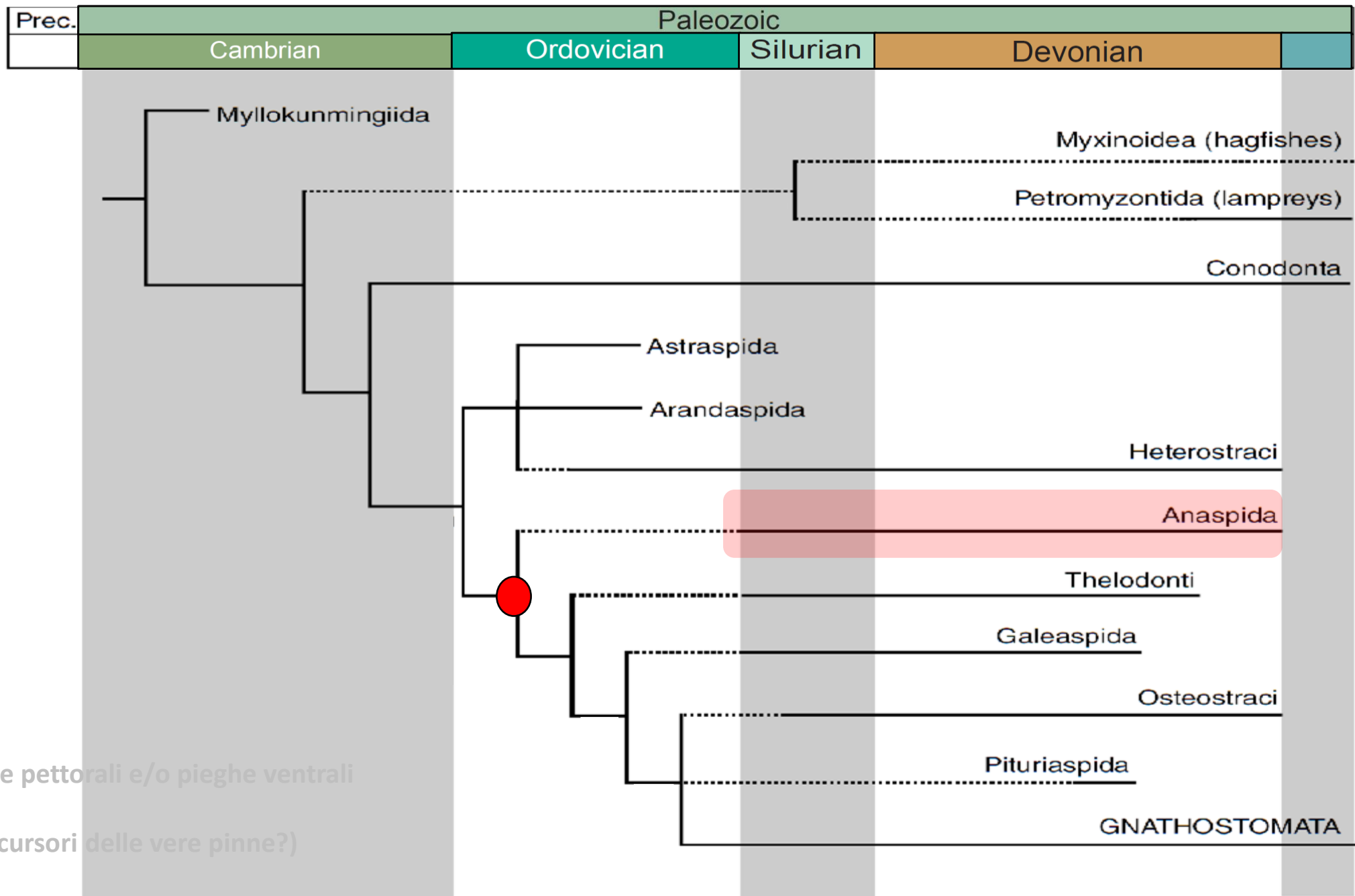


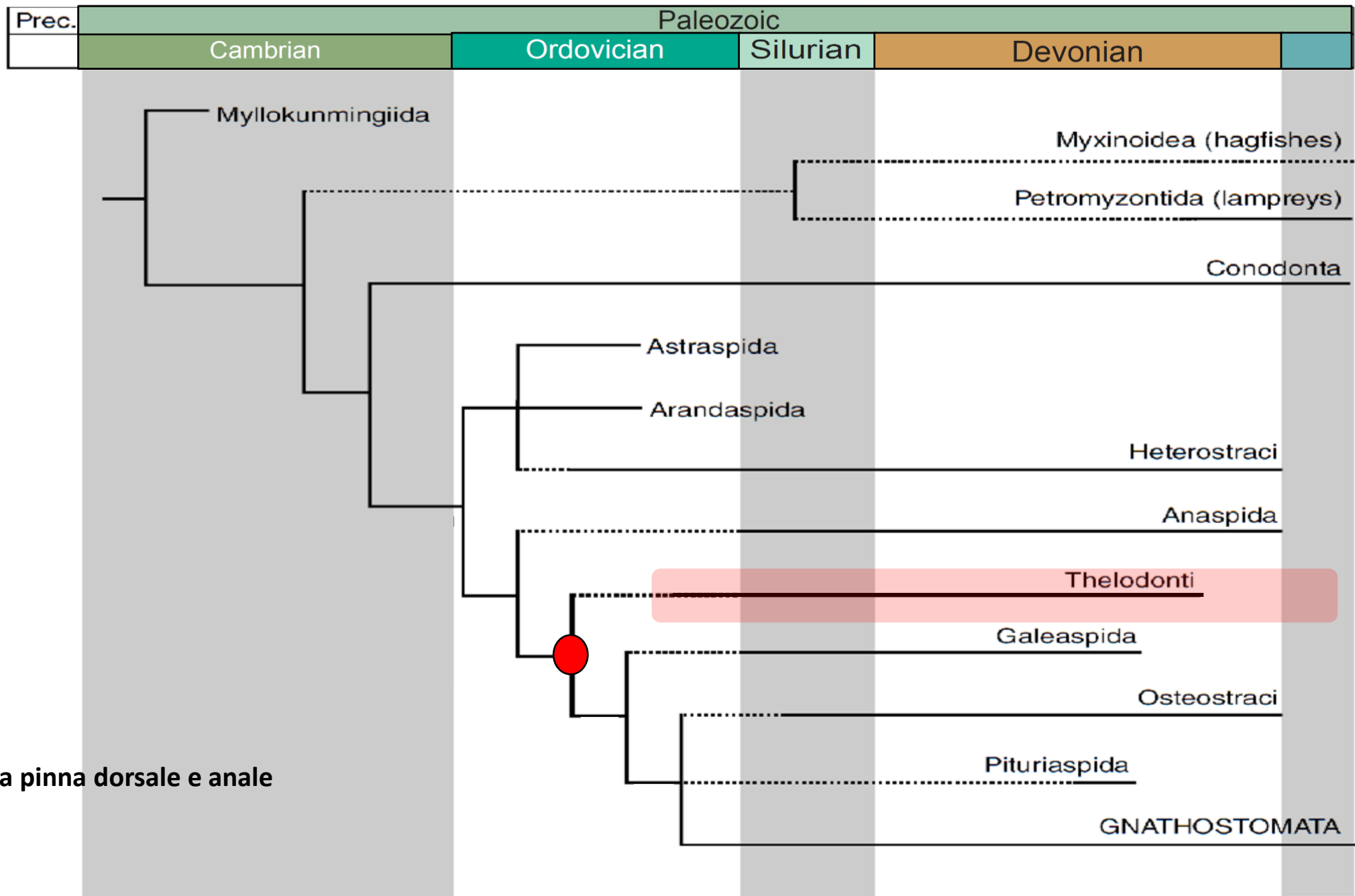
Euphanerops



Endeiolepis







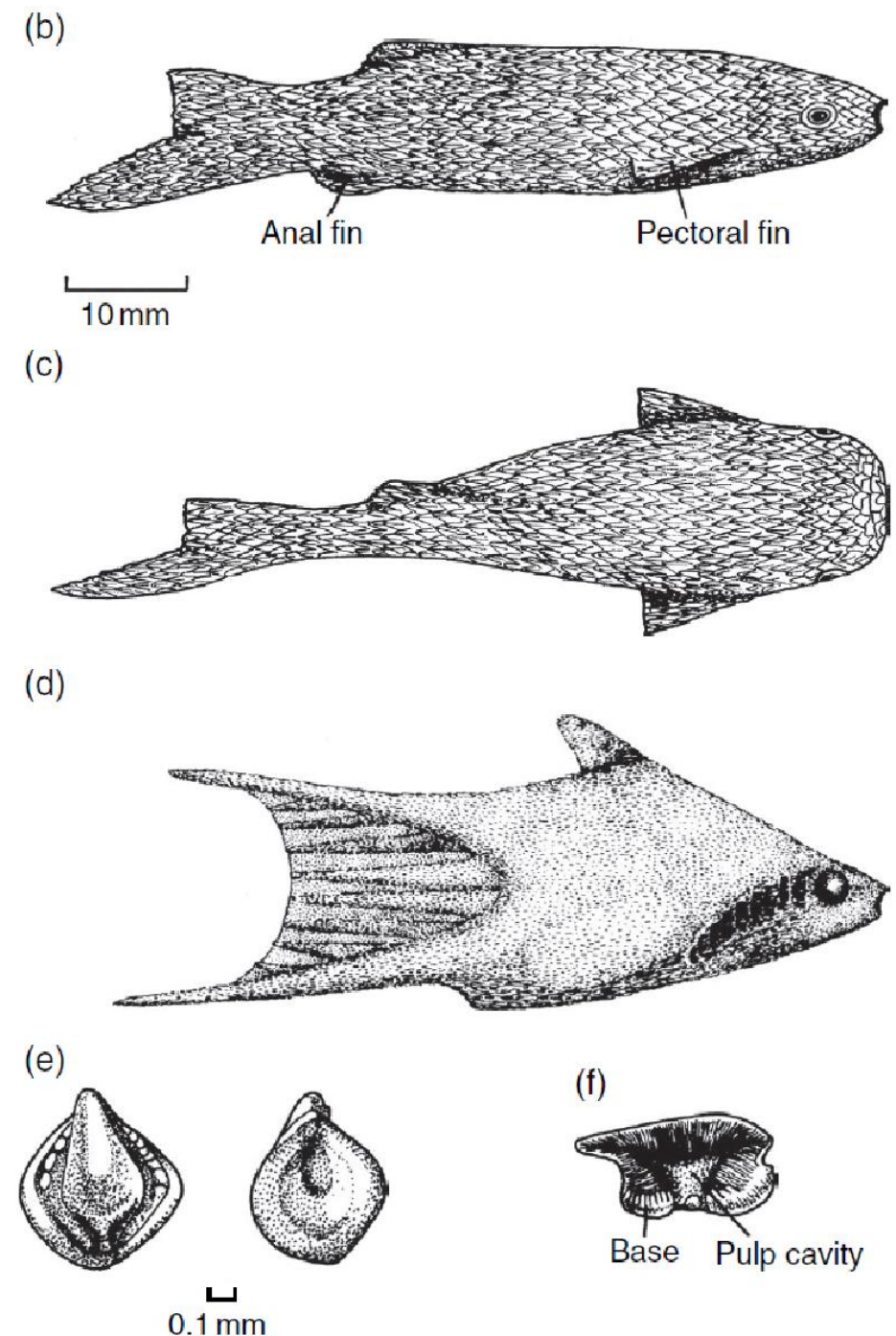
Vera pinna dorsale e anale

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe **Thelodonta**

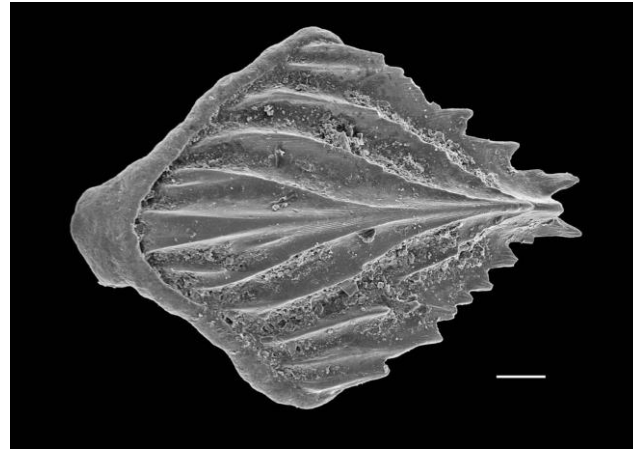
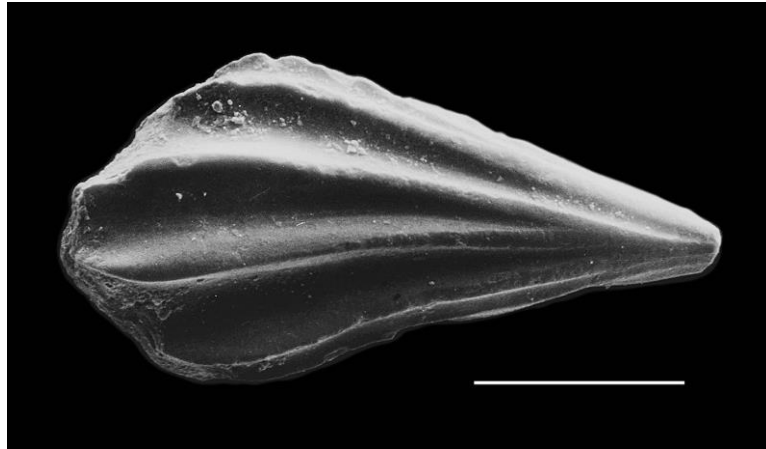
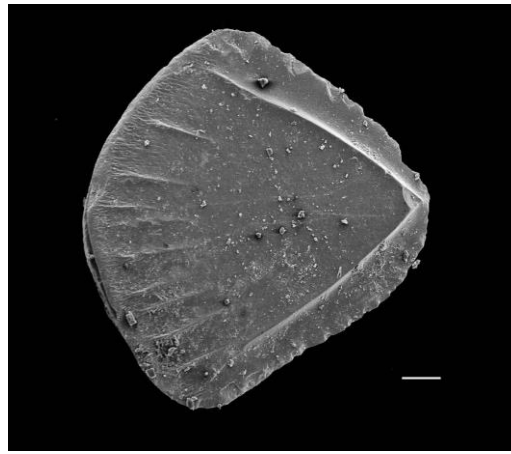
- Conosciuti principalmente da scaglie isolate tra **Ordoviciano e Devoniano Inferiore** in tutto il mondo, sono anche conosciuti pochi esemplari completi.
- Lunghezza tra i 10 e 20 cm, corpo compresso dorso-ventralmente o lateralmente
- Corpo completamente **ricoperto di piccole scaglie** con cavità polpare ma privi di dentina. **Non sono presenti scudi ossei cefalici.**
- **Pinne dorsali e anali corte**, pinna caudale grande ed eterocerca.
- Occhi sui lati della testa e bocca ampia.
- Pieghe carnose che formano delle "pinne pettorali" (senza scheletro interno)
- 8 piccole aperture branchiali.
- Alcuni fossili mostrano un'ampia cavità addominale, suggerendo che almeno alcuni telodonti fossero bentonici detritivori.

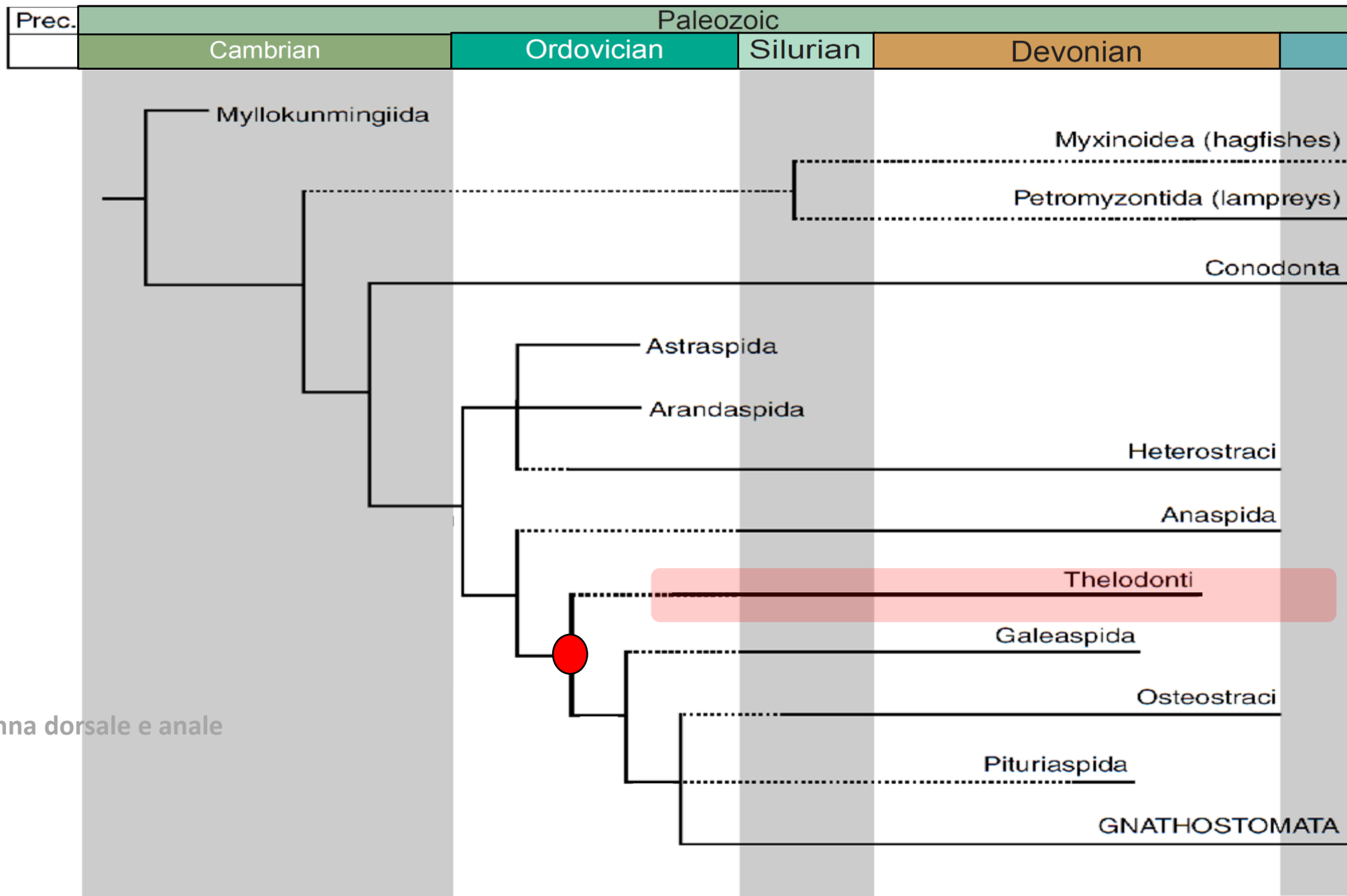


Phylum Chordata

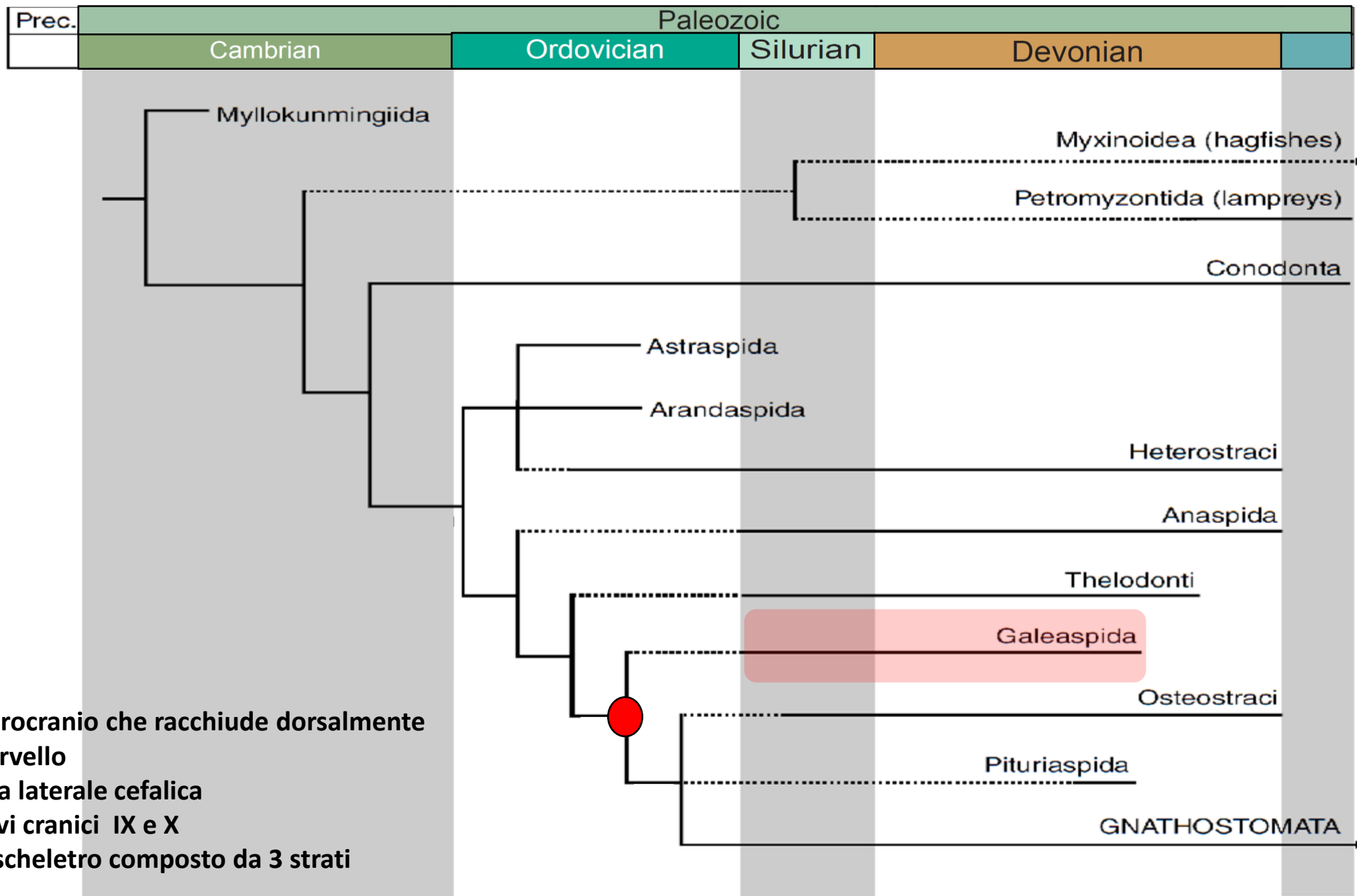
Subphylum Vertebrata

Classe **Thelodonta**





 Vera pinna dorsale e anale

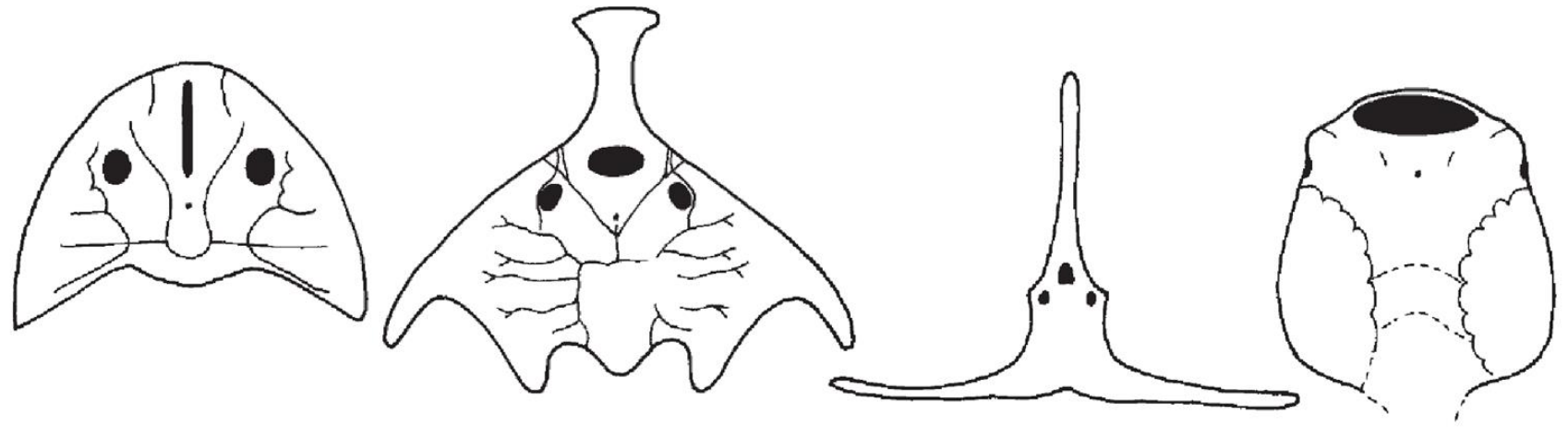


- Neurocranio che racchiude dorsalmente il cervello
- Vena laterale cefalica
- Nervi cranici IX e X
- Esoscheletro composto da 3 strati

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe **Galeaspida**



- Gruppo di circa 80 specie tra il Siluriano e Devoniano dell'Asia Orientale
- Molti hanno ampi scudi per la testa, altri mostrano una serie di processi e spine appuntite (stabilizzatori del nuoto?).
- Bocca appena ventrale. Narice singola a fessura trasversale, ovoidale, a cuore, o longitudinale.
- Fino a 45 fessure branchiali.
- Pinne pari (pettorali e pelviche) ancora assenti.

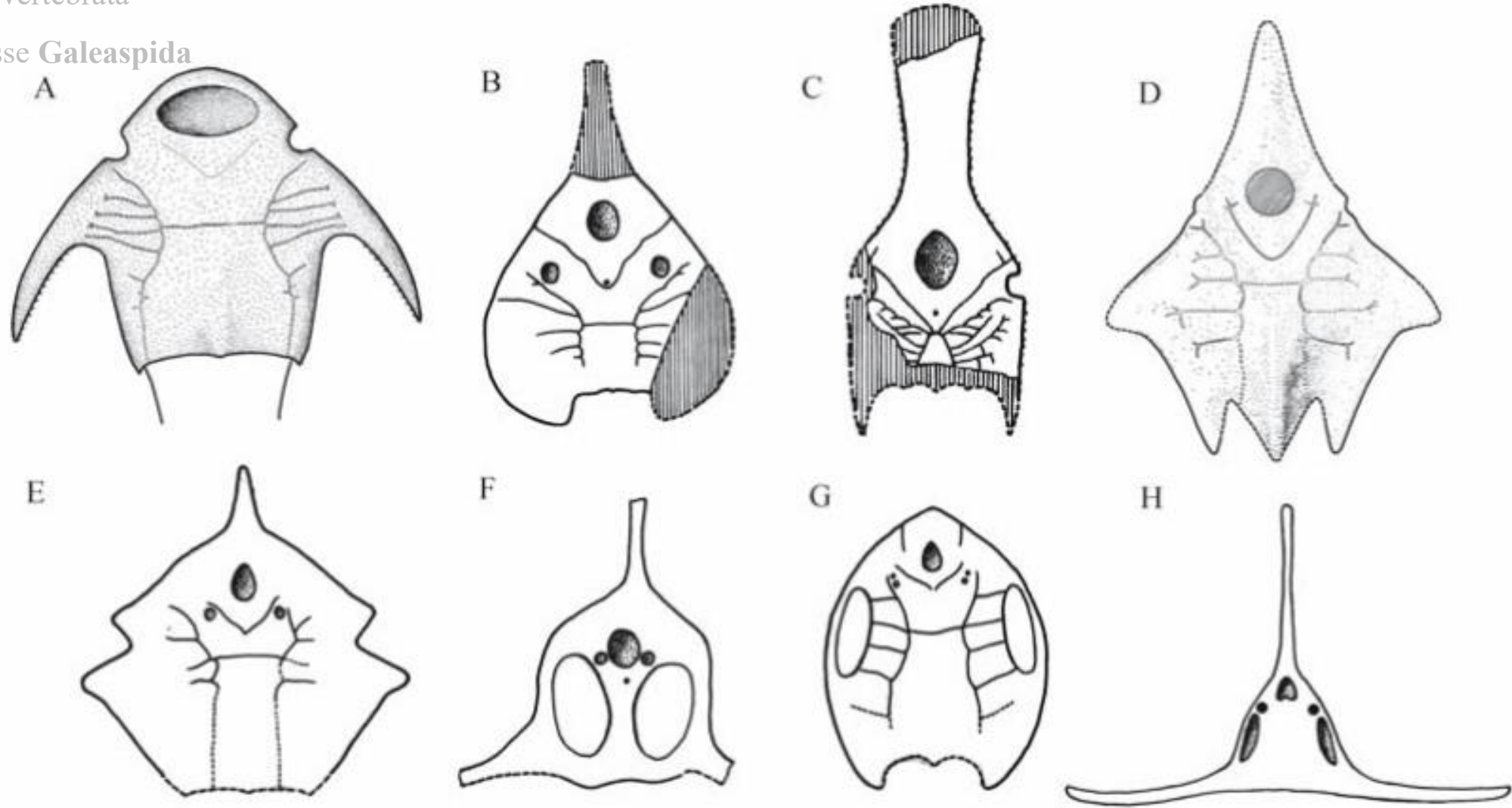


Scudo cefalico di *Polybranchiaspis*

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Galeaspida

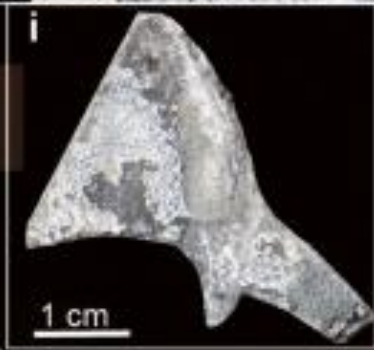
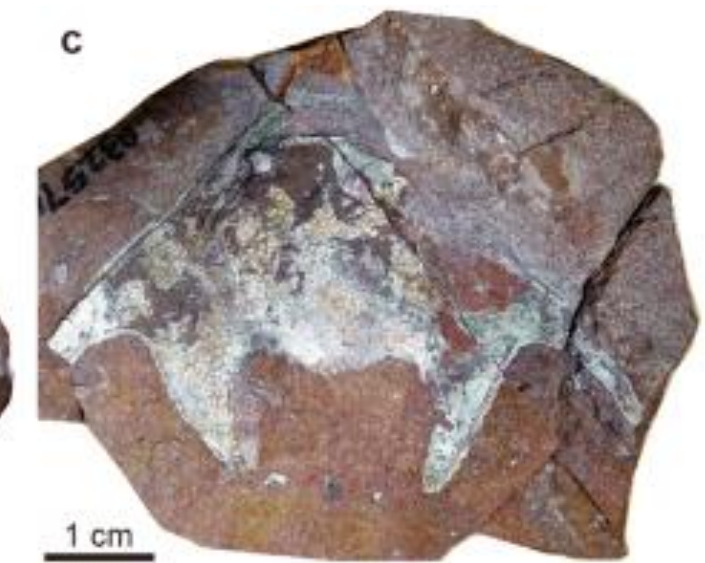


A: *Zhaotongaspis janvieri* (from Wang and Zhu, 1994); B: *Gumuaspis rostrata* (from Wang and Wang, 1992); C: *Gantarostrataspis geni* (from Wang and Wang, 1992); D: *Antiquisagittaspis cornuta* (from Liu, 1985); E: *Nanpanaspis microculus* (from Liu, 1965); F: *Qingmenaspis microculus* (from Pan and Wang, 1981); G: *Pentathyraspis pelta* (from Pan, 1992); H: *Lungmenshanaspis kiangyouensis* (from P'an et al., 1975)

Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Galeaspida



Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

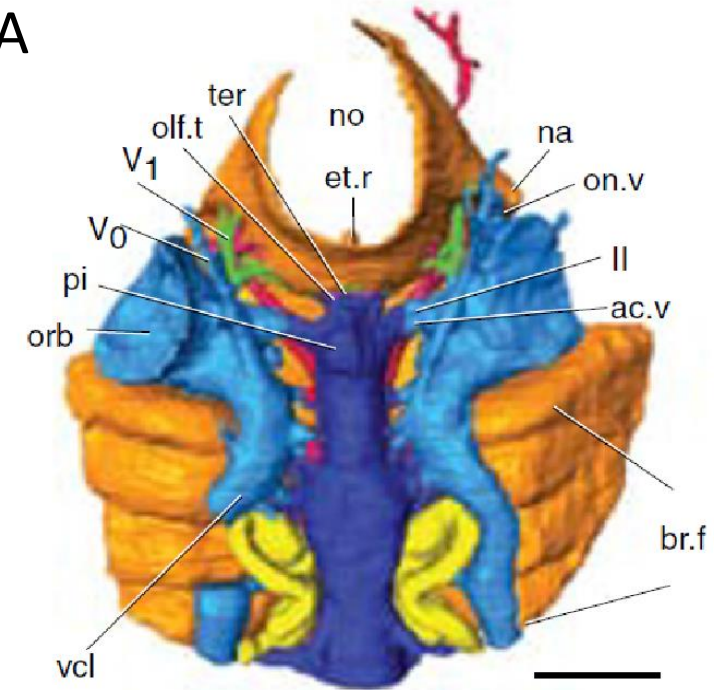
Classe Galeaspida

La cosa più notevole è l'anatomia interna del cranio che, grazie alle tecniche di paleontologia virtuale come TAC e micro-TAC, risulta di facile studio.

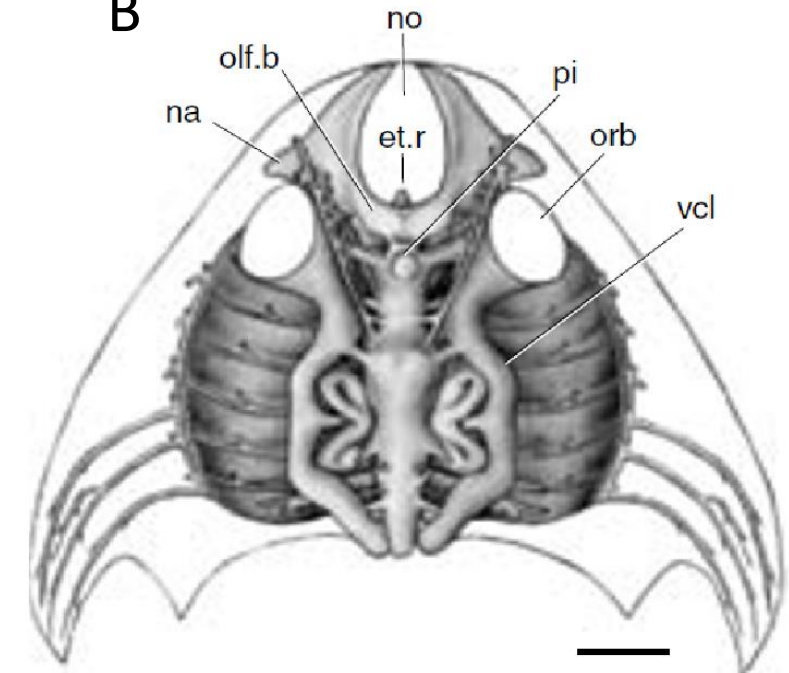
Alcuni fossili perfettamente conservati di galeaspidi mostrano:

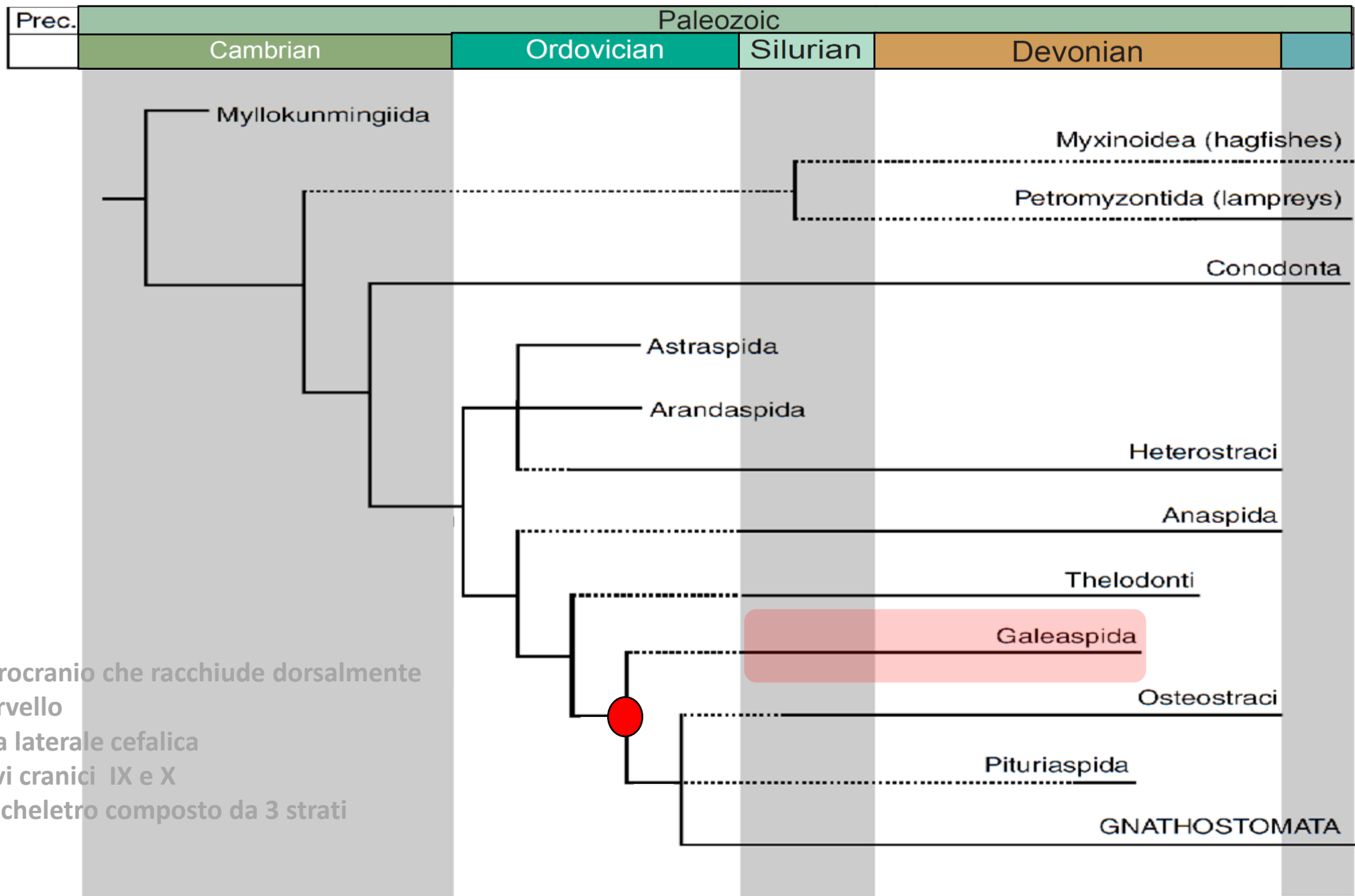
- **tronco cerebrale nella linea mediana**, che comprendeva le tre porzioni principali riconoscibili nei pesci attuali e negli embrioni di tetrapodi: **midollo spinale**, **il ponte mediano**, **proencefalo contenente l'ipofisi**.
- **nervi cranici III** (movimenti occhio), **V2** (regione della bocca e delle labbra), **VII** (facciale), **IX** (lingua e faringe) e **X** (fessure branchiali e parte anteriore del corpo).
- organi sensoriali
- sistema circolatorio e digerente
- canali semicircolari dell'interno l'orecchio

A

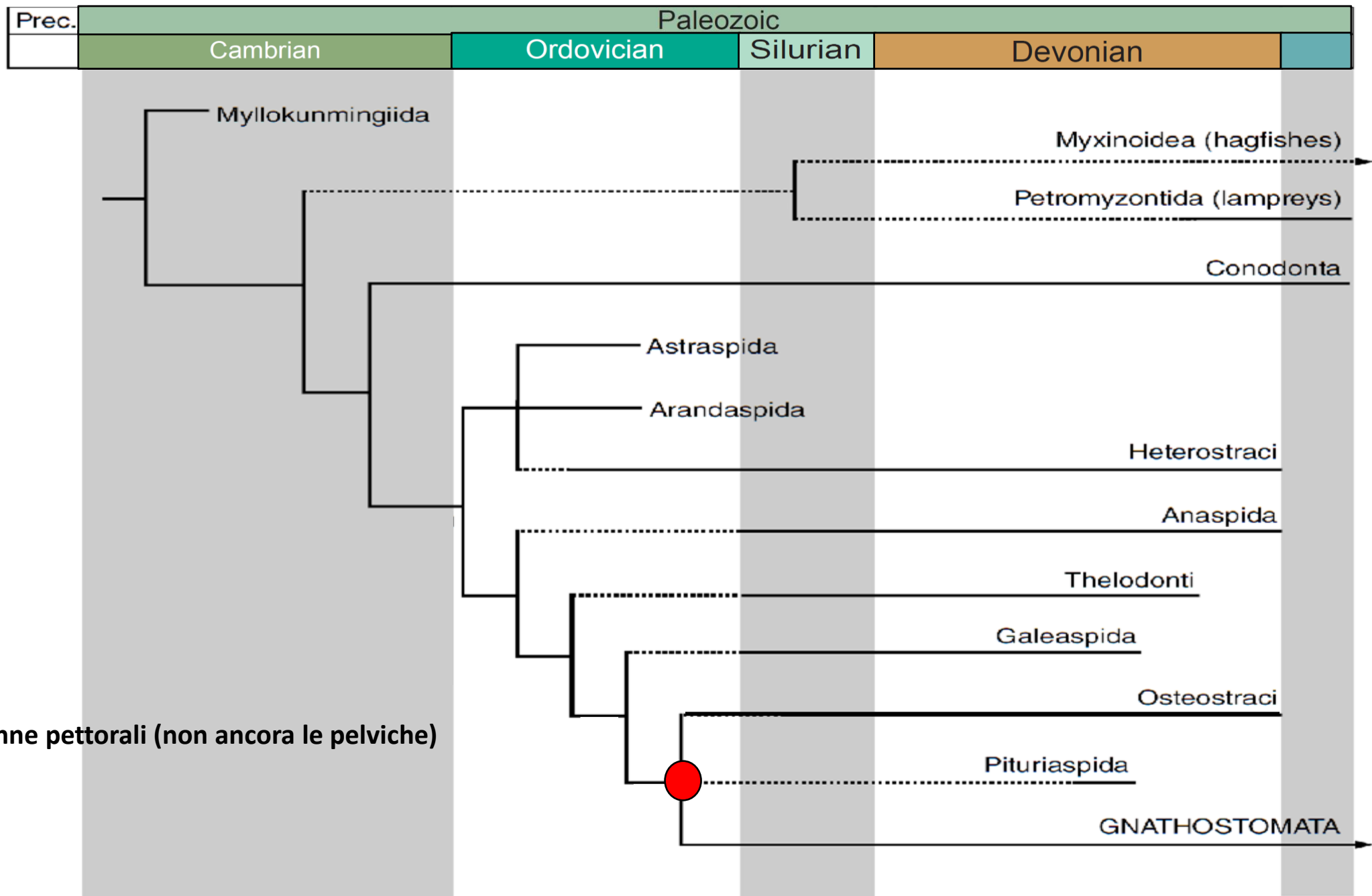


B





- Neurocranio che racchiude dorsalmente il cervello
- Vena laterale cefalica
- Nervi cranici IX e X
- Esoscheletro composto da 3 strati



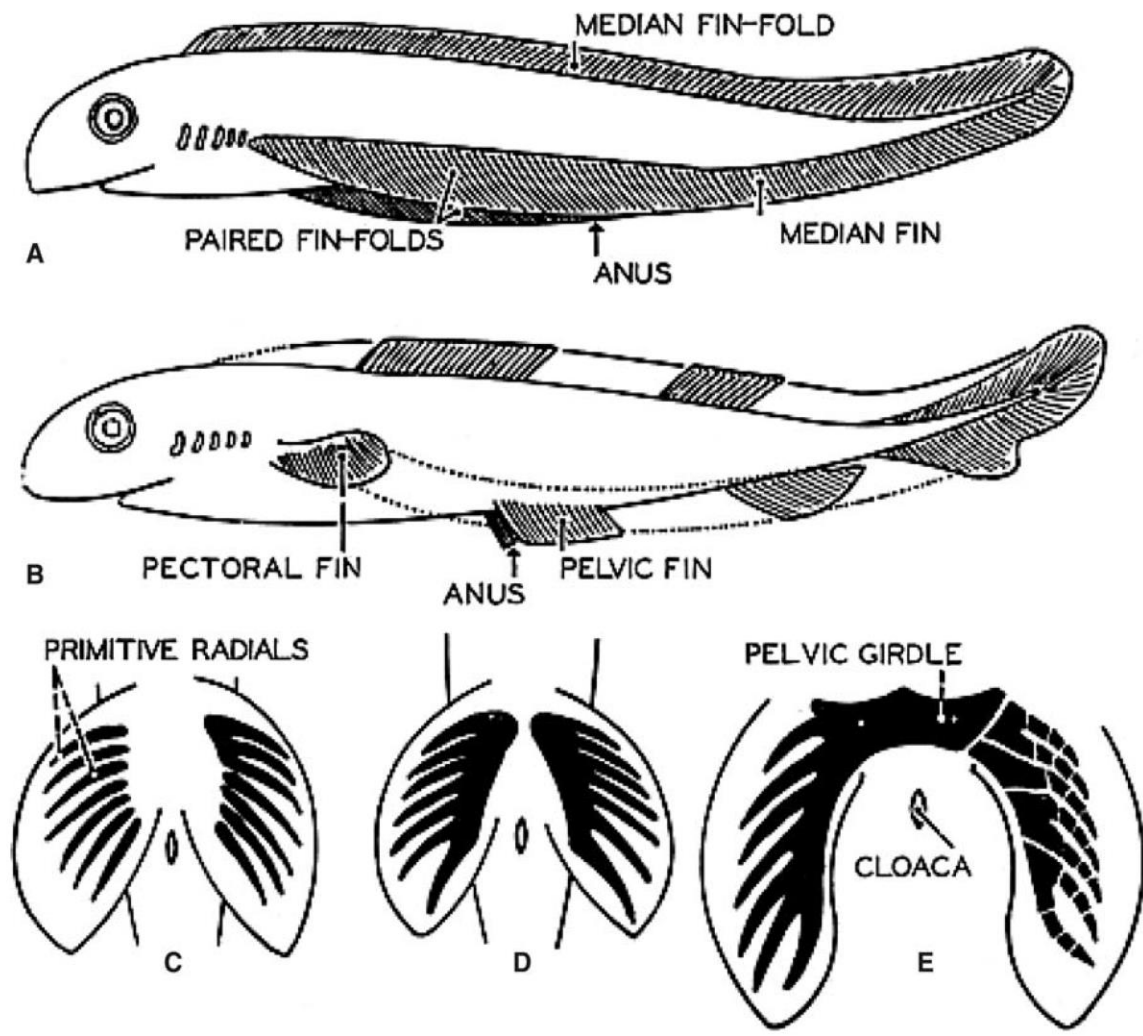
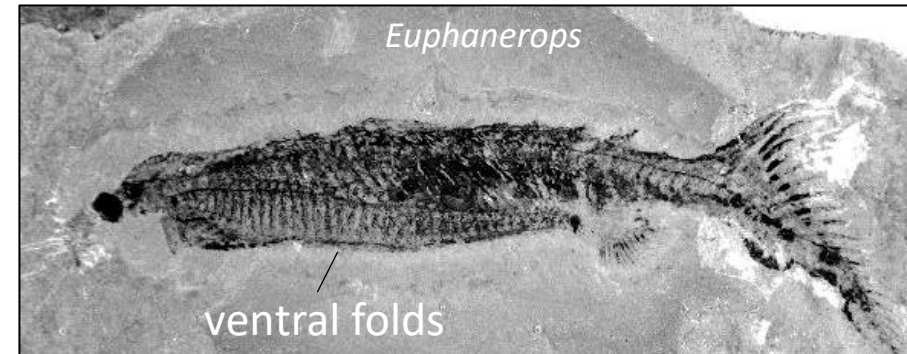
● Vere pinne pettorali (non ancora le pelviche)

Origine delle pinne pari (pettorali e pelviche)

- E' una delle questioni più enigmatiche della paleobiologia
- Avviene poco prima della comparsa degli gnatostomi.
- Due ipotesi sulla loro origine:

1) **Ipotesi dell'arco branchiale.** I cinti pettorale e pelvico sarebbero archi branchiali modificati e lo scheletro delle pinne deriverebbe da un'espansione dei raggi branchiali. Critica: e le pinne pelviche?

2) **Ipotesi della piega ventrale (più probabile).** Origine da un paio di pieghe flessibili della parete laterale del corpo (analoghe alle pieghe metapleuriche dell'anfiosso). Alcuni osteostraci (Anaspida, Thelodonti, ecc) erano muniti di tali pieghe. Forse dopo la frammentazione, le pieghe rimanenti potrebbero essere state invase da tessuto muscolare, e i raggi cartilaginei che le sostenevano si sarebbero mineralizzati. Prove: evidenze fossili.

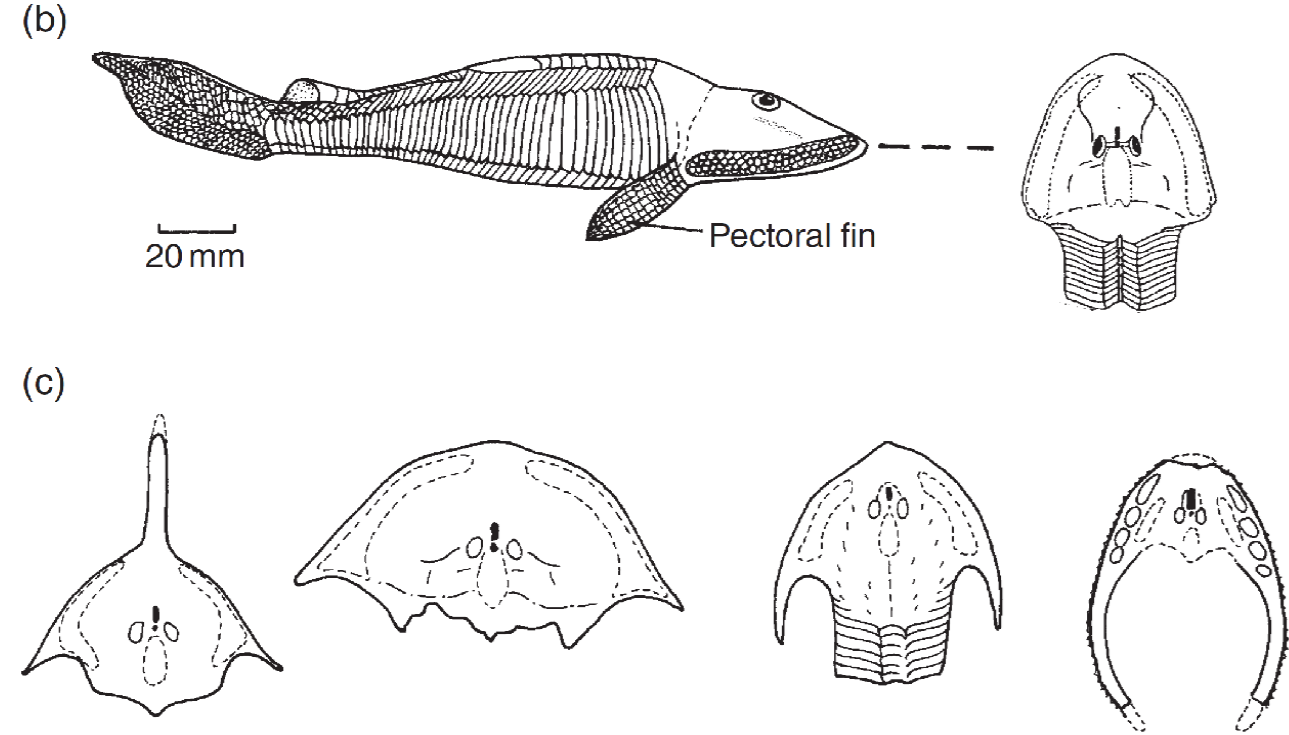


Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe **Osteostraci**

- Circa 200 specie tra Ordoviciano e Devoniano.
- Testa corazzata, grazie a possenti scudi cefalici dalle forme più varie. Resto del corpo ricoperto da ampie scaglie.
- **Sono i primi pesci con vere pinne pettorali.** Esse hanno uno scheletro interno, le cui ossa sono probabilmente omologhe a quelle degli arti anteriori dei tetrapodi.

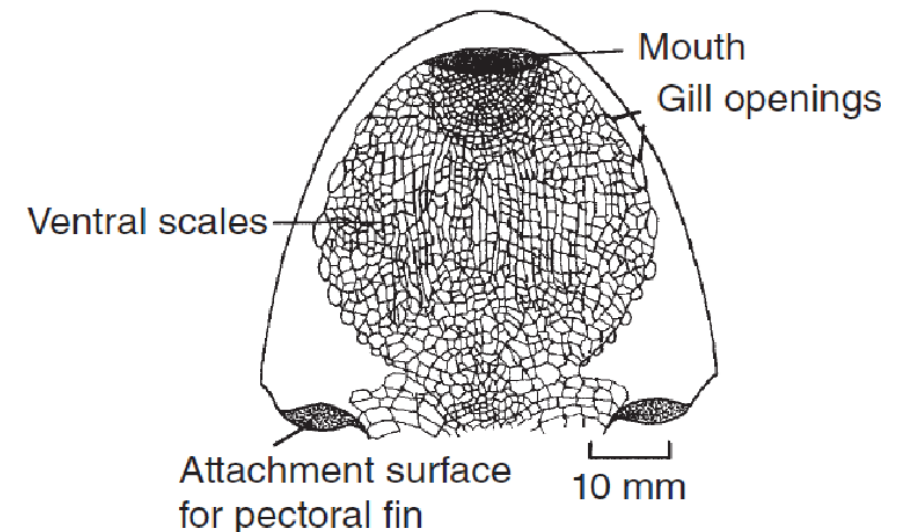
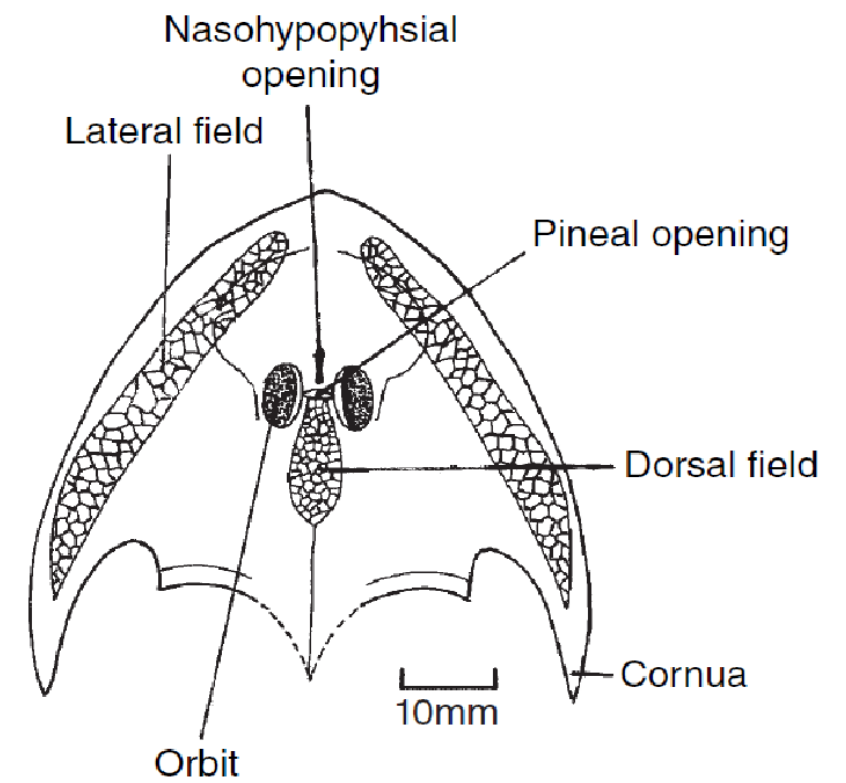


Phylum Chordata

Subphylum Vertebrata

Classe Osteostraci

- In vista dorsale, la testa di alcuni osteostraci (ad es. i cefalaspidi) mostra due aperture ovali per gli occhi e, tra di essi, una piccola e stretta fessura, **l'apertura nasoipofisaria**.
- Dietro di essa, è presente una piccola **apertura pineale**, associata con la ghiandola pineale nel cervello che avrebbe potuto essere **sensibile alla luce**.
- **Tre aree depresse (campi)**, due laterali e una dorsale, potrebbero aver avuto funzione sensoriale (sensibilità a pressione o campi elettrici).
- La parte inferiore dello scudo cefalico mostra una grande bocca nella parte anteriore.

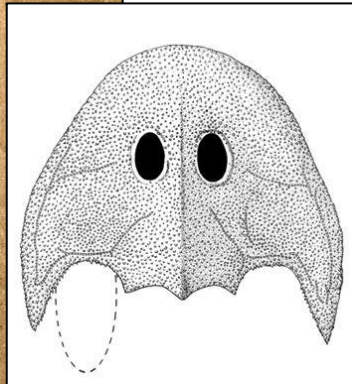
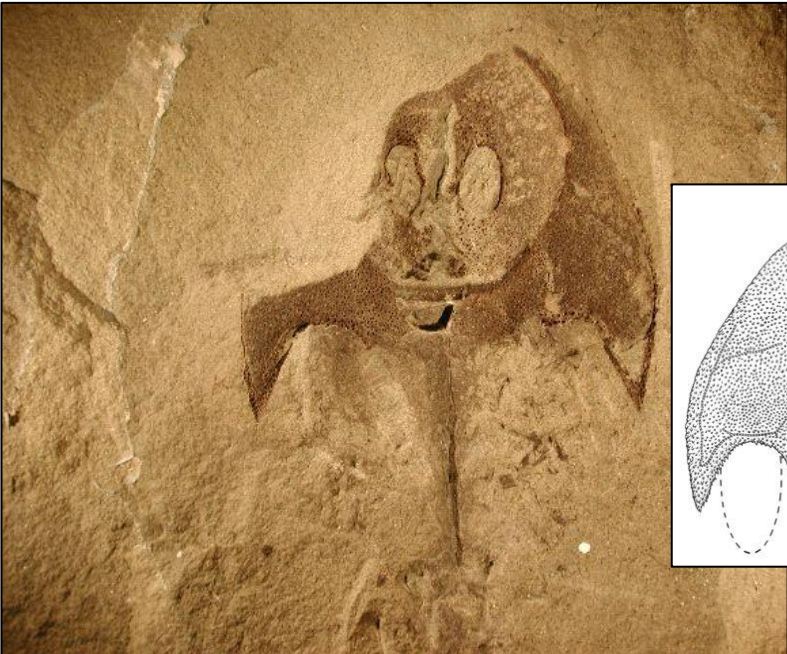


Phylum Chordata

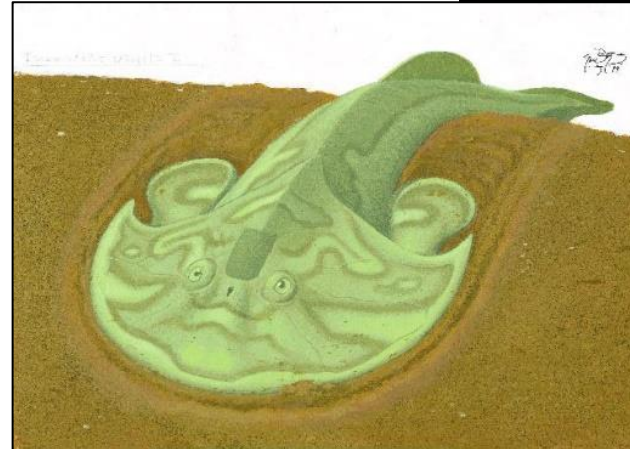
Subphylum Vertebrata

Classe Osteostraci

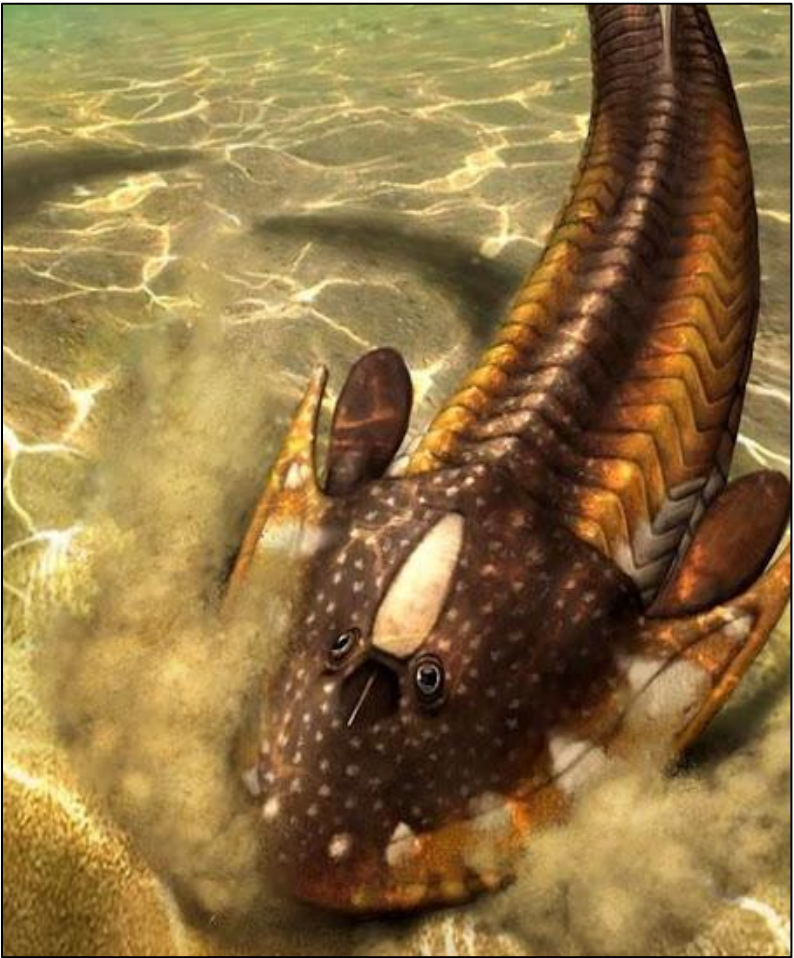
- La testa a forma di ferro di cavallo, con occhi in posizione dorsale, suggerisce che gli osteostraci erano **bentonici epi- o semi-infaunali, probabilmente detritivori.**



Levesquaspis



Escuminaspis



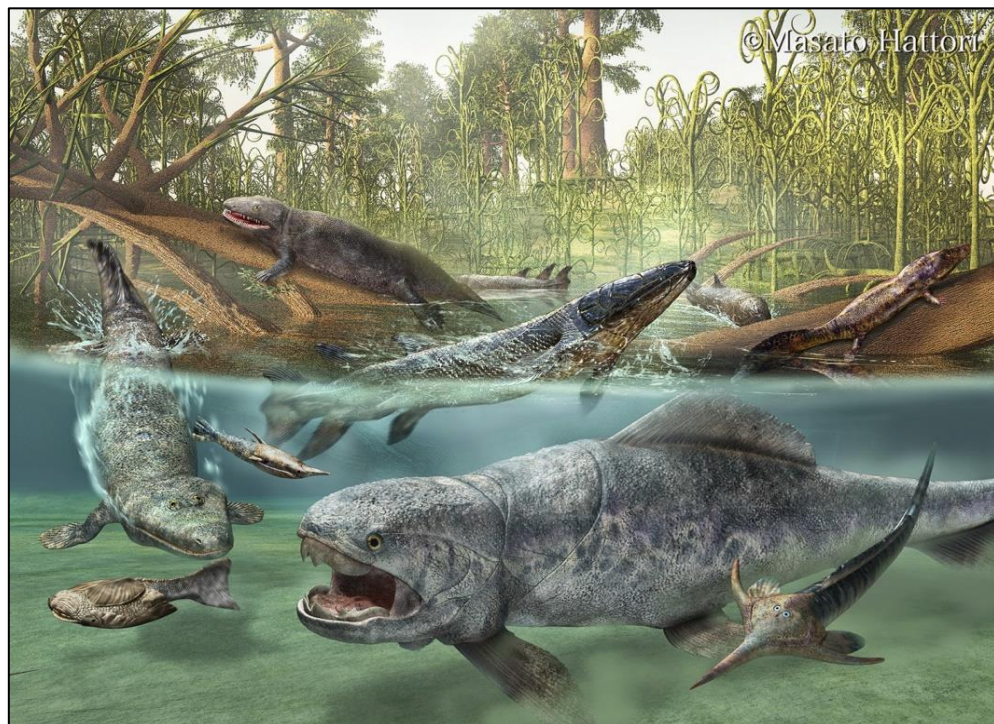
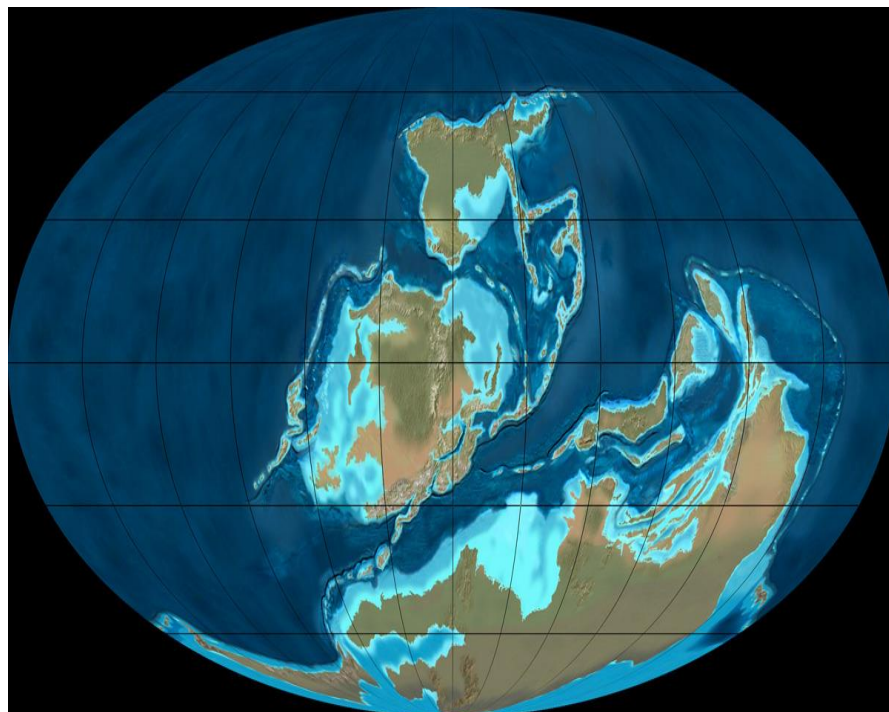
Phanerozoic				Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)
Phanerozoic	Paleozoic	Devonian	Upper	Famennian	🚩	358.86 ±0.19	
				Frasnian	🚩	372.15 ±0.46	
			Middle	Givetian	🚩	382.31 ±1.36	
				Eifelian	🚩	387.95 ±1.04	
			Lower		🚩	393.47 ±0.99	
				Emsian	🚩		410.62 ±1.95
				Pragian	🚩		413.02 ±1.91
				Lochkovian	🚩		419.62 ±1.36
		Silurian	Pridoli		🚩		422.7 ±1.6
				Ludfordian	🚩		425.0 ±1.5
			Ludlow	Gorstian	🚩		426.7 ±1.5
				Homerian	🚩		430.6 ±1.3
			Wenlock	Sheinwoodian	🚩		432.9 ±1.2
				Telychian	🚩		438.6 ±1.0
			Llandovery	Aeronian	🚩		440.5 ±1.0
				Rhuddanian	🚩		443.1 ±0.9
				Hirnantian	🚩		445.2 ±0.9
	Ordovician	Upper		Katian	🚩		452.8 ±0.7
				Sandbian	🚩		458.2 ±0.7
		Middle		Darriwilian	🚩		469.4 ±0.9
				Dapingian	🚩		471.3 ±1.4
		Lower		Floian	🚩		477.1 ±1.2
				Tremadocian	🚩		486.85 ±1.5
	Cambrian	Furongian		Stage 10	🚩		~ 491.0
				Jiangshanian	🚩		~ 494.2
				Paibian	🚩		~ 497.0
				Guzhangian	🚩		~ 500.5
		Miaolingian		Drumian	🚩		~ 504.5
				Wuliuan	🚩		~ 506.5
				Stage 4	🚩		~ 514.5
		Series 2		Stage 3	🚩		~ 521.0
				Stage 2	🚩		~ 529.0
		Terreneuvian		Fortunian	🚩		538.8 ±0.6

Il Devoniano: l'età dei pesci

Il Devoniano (420-359 Ma) è il quarto periodo dell'era Paleozoica.

È un periodo cruciale per la storia della vita sulla Terra a causa del verificarsi di questi eventi:

- Diversificazione delle piante terrestri e comparsa delle prime foreste.
- Compaiono gli artropodi terrestri, inclusi gli insetti.
- E' la cosiddetta **età dei pesci**, in quanto avviene una diversificazione esplosiva che porta alla comparsa di numerosissimi gruppi. Nel Devoniano sono presenti tutti i grandi cladi di pesci.
- I **primi tetrapodi** metteranno piede sulle terre emerse alla fine del Devoniano.



Phanerozoic	Series / Epoch	Stage / Age	GSSP	numerical age (Ma)	System / Era
Phanerozoic	Devonian	Upper	Famennian	358.86 ± 0.19	Nekton Revolution
			Frasnian	372.15 ± 0.46	
		Middle	Givetian	382.31 ± 1.36	
			Eifelian	387.95 ± 1.04	
		Lower	Emsian	393.47 ± 0.99	
			Pragian	410.62 ± 1.95	
			Lochkovian	413.02 ± 1.91	
	Silurian	Pridoli		419.62 ± 1.36	
		Ludlow	Ludfordian	422.7 ± 1.6	
			Gorstian	425.0 ± 1.5	
		Wenlock	Homerian	426.7 ± 1.5	
			Sheinwoodian	430.6 ± 1.3	
		Llandovery	Telychian	432.9 ± 1.2	
			Aeronian	438.6 ± 1.0	
			Rhuddanian	440.5 ± 1.0	
			Hirnantian	443.1 ± 0.9	
	Ordovician	Upper	Katian	445.2 ± 0.9	
			Sandbian	452.8 ± 0.7	
		Middle	Darriwilian	458.2 ± 0.7	
			Dapingian	469.4 ± 0.9	
		Lower	Floian	471.3 ± 1.4	
			Tremadocian	477.1 ± 1.2	
	Cambrian	Furongian	Stage 10	486.85 ± 1.5	
			Jiangshanian	~ 491.0	
			Paibian	~ 494.2	
			Guzhangian	~ 497.0	
			Drumian	~ 500.5	
		Miaolingian	Wuliuan	~ 504.5	
			Stage 4	~ 506.5	
			Stage 3	~ 514.5	
		Terreneuvian	Stage 2	~ 521.0	
			Fortunian	~ 529.0	
				~ 538.8 ± 0.6	

Il Devoniano: l'età dei pesci

- All'inizio del Devoniano si assiste all'improvvisa **proliferazione e diversificazione del nekton**, gli organismi che nuotano attivamente nella colonna d'acqua. Questo evento macroecologico, chiamato **Nekton Revolution**, si manifesta tramite una radiazione esplosiva degli animali neotonici, con un conseguente cambiamento della struttura ecologica marina.
- Compaiono e/o si diversificano molti molluschi cefalopodi neotonici (soprattutto nautiloidi e ammoniti) e diversi gruppi di pesci predatori (placodermi, acantodi, condritti, osteitti, ecc)...

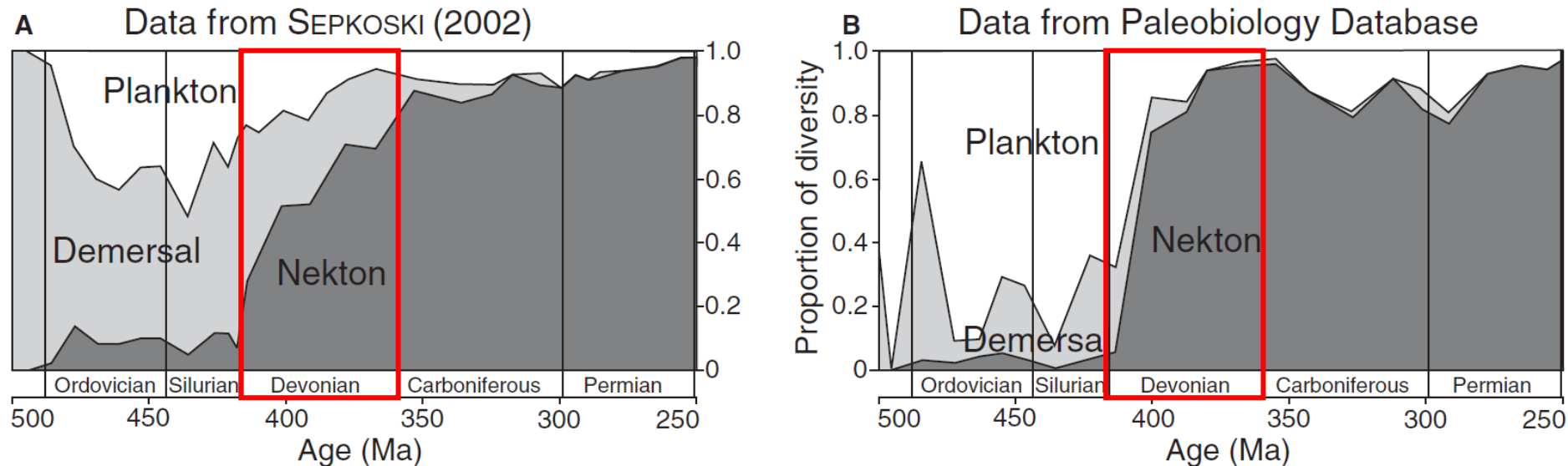





Fig. 1. Patterns of diversity and proportional abundance of demersal organisms, plankton and nekton in the Palaeozoic. A, diversity based on Sepkoski's data resolved to geological stages (Sepkoski 2002). B, occurrence counts from the Paleobiology Database resolved to 10 myr intervals. Klug et al. (2010) *Lethaia* 43: 465-477

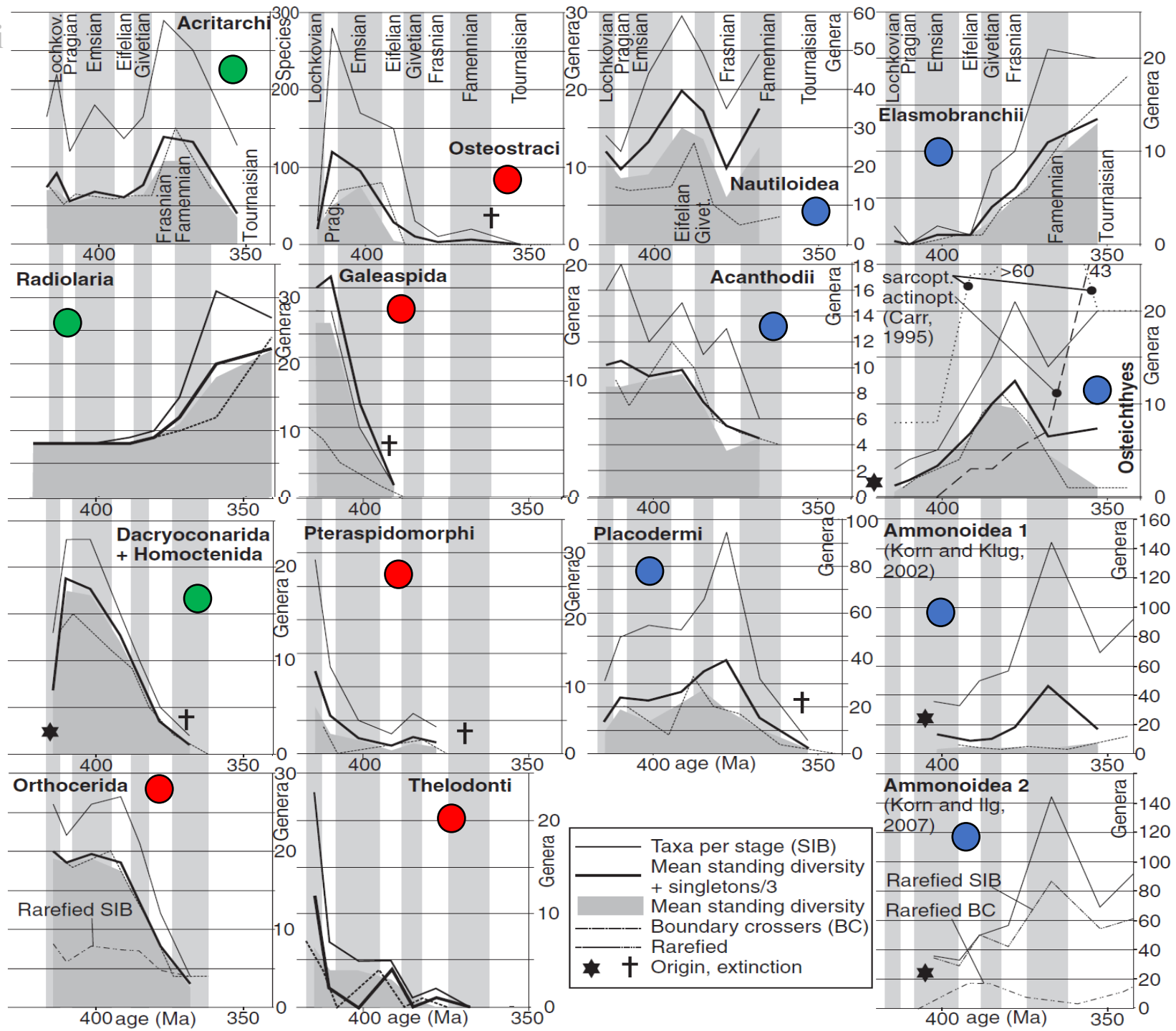
Eonothem / Eon
Erathem / Era
System / Period
Series



...mentre il
plankton e gli
organismi
bentonici sono
in declino...

-  unicellulari
planctonici
-  cefalopodi e
pesci bentonici
-  cefalopodi e
pesci nectonici

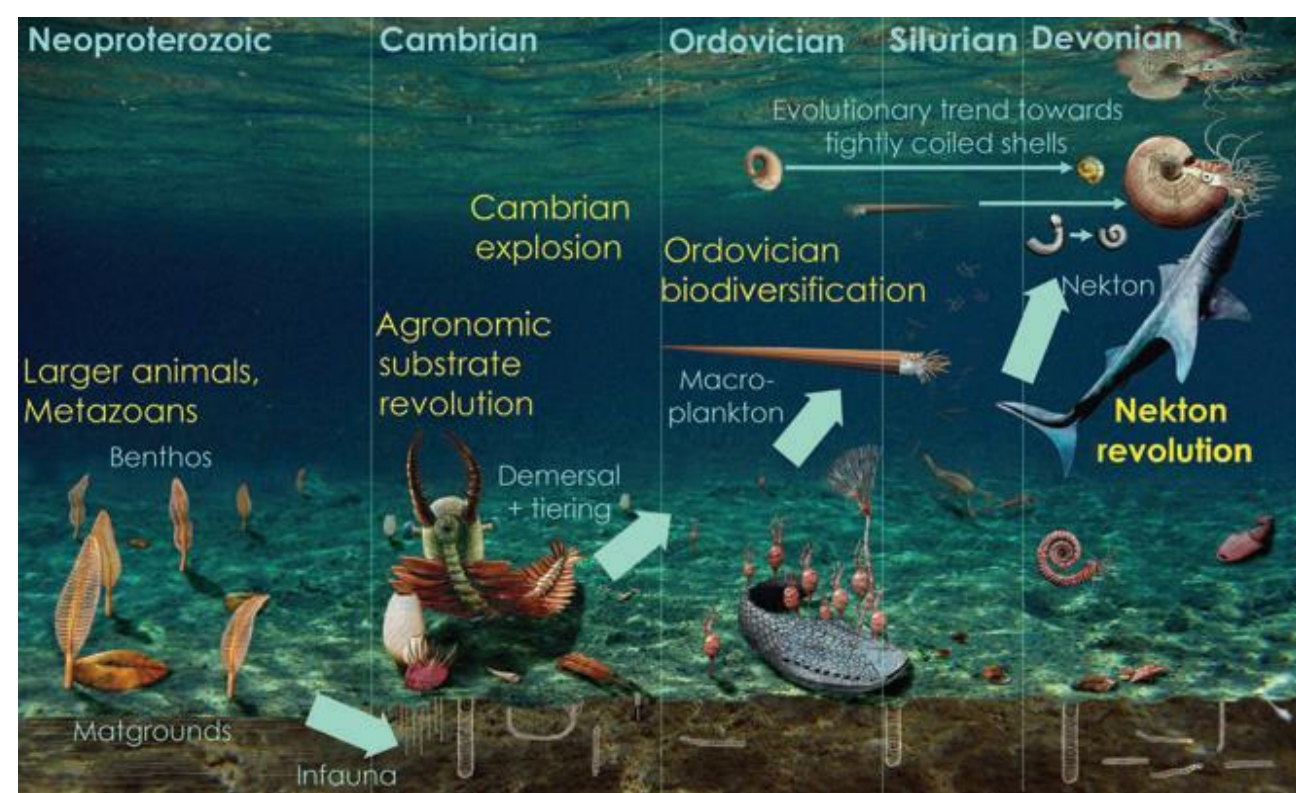
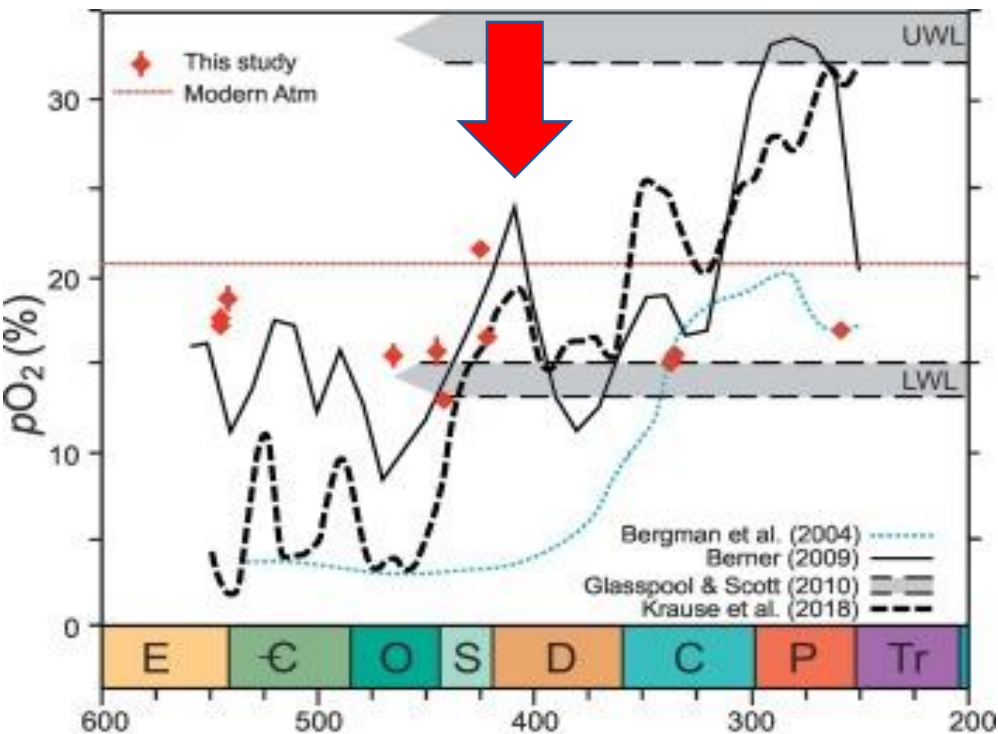
modificato da
Klug et al. (2010)
Lethaia 43: 465-477



Il Devoniano: l'età dei pesci

L'evento è probabilmente innescato da due motivi:

- 1) All'inizio del Devoniano, le nicchie ecologiche bentoniche (fondale marino) sono ormai soprassature. Gli organismi si evolvono quindi in modo da poter occupare una nicchia ancora relativamente libera e ricca: **la colonna d'acqua soprastante**.



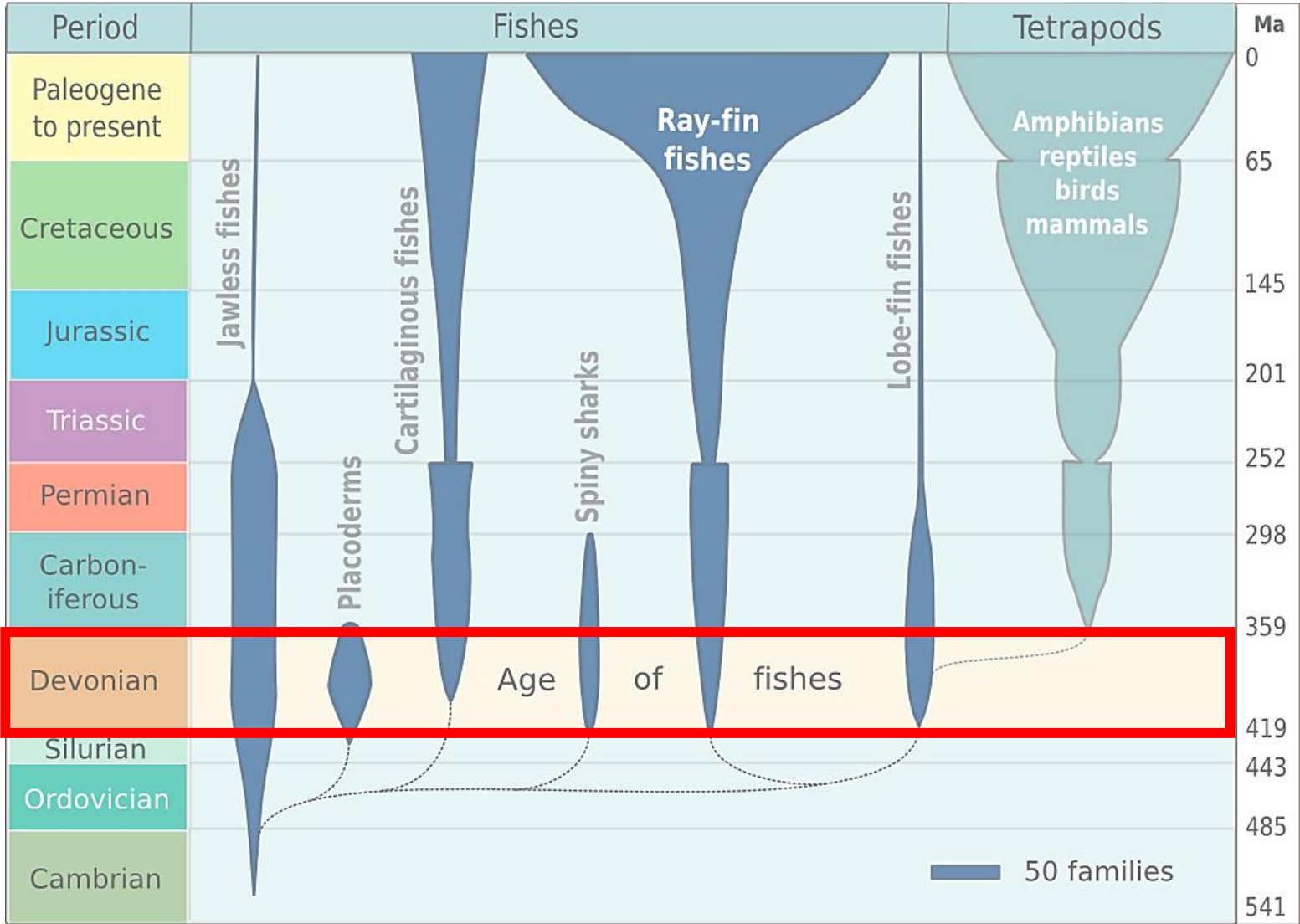
- 2) Il nuoto attivo è un'attività che richiede molta energia, il che significa che c'è bisogno di un grande apporto di ossigeno. Tra il Siluriano e l'inizio del Devoniano iniziano a proliferare le piante terrestri: **l'aumento dell'ossigeno** in atmosfera e di conseguenza quello disciolto nelle acque avrebbe facilitato e permesso la diversificazione del nekton.

Il Devoniano: l'età dei pesci

E' così che il Devoniano diventa l'unico periodo della Storia della Vita sulla Terra in cui sono presenti tutti i principali cladi di pesci.

Molti gruppi compaiono o si diversificano proprio durante questo periodo, ma tutti sono presenti:

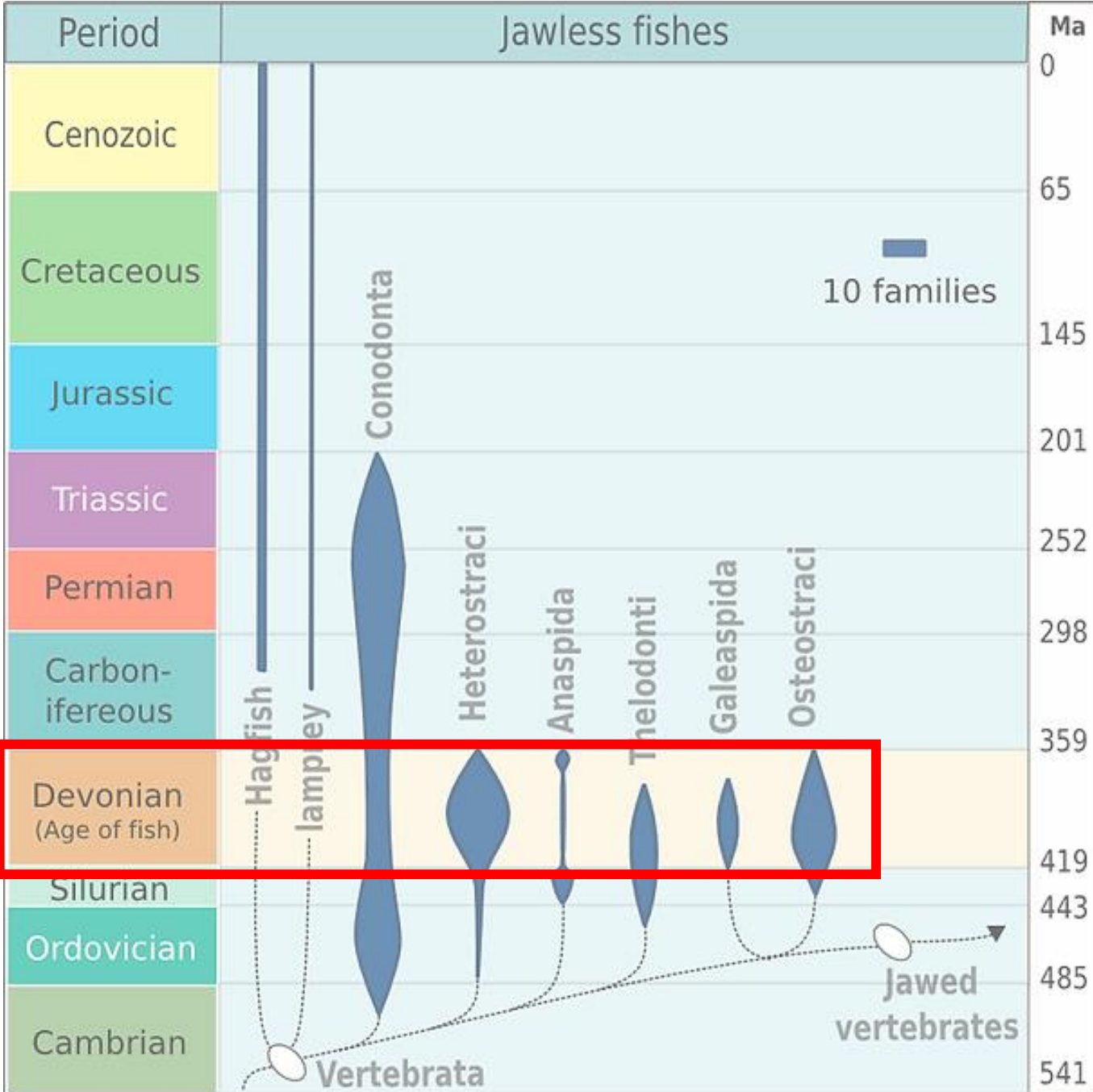
- "Agnati"
- "Placodermi"
- Acanthodii
- Chondrichthyes (squali, razze, olocefali)
- Osteichthyes (actinopterygi e sarcopterigi, inclusi i primi tetrapodi)



Il Devoniano: l'età dei pesci

Sono presenti tutte le 8 classi di "agnati"

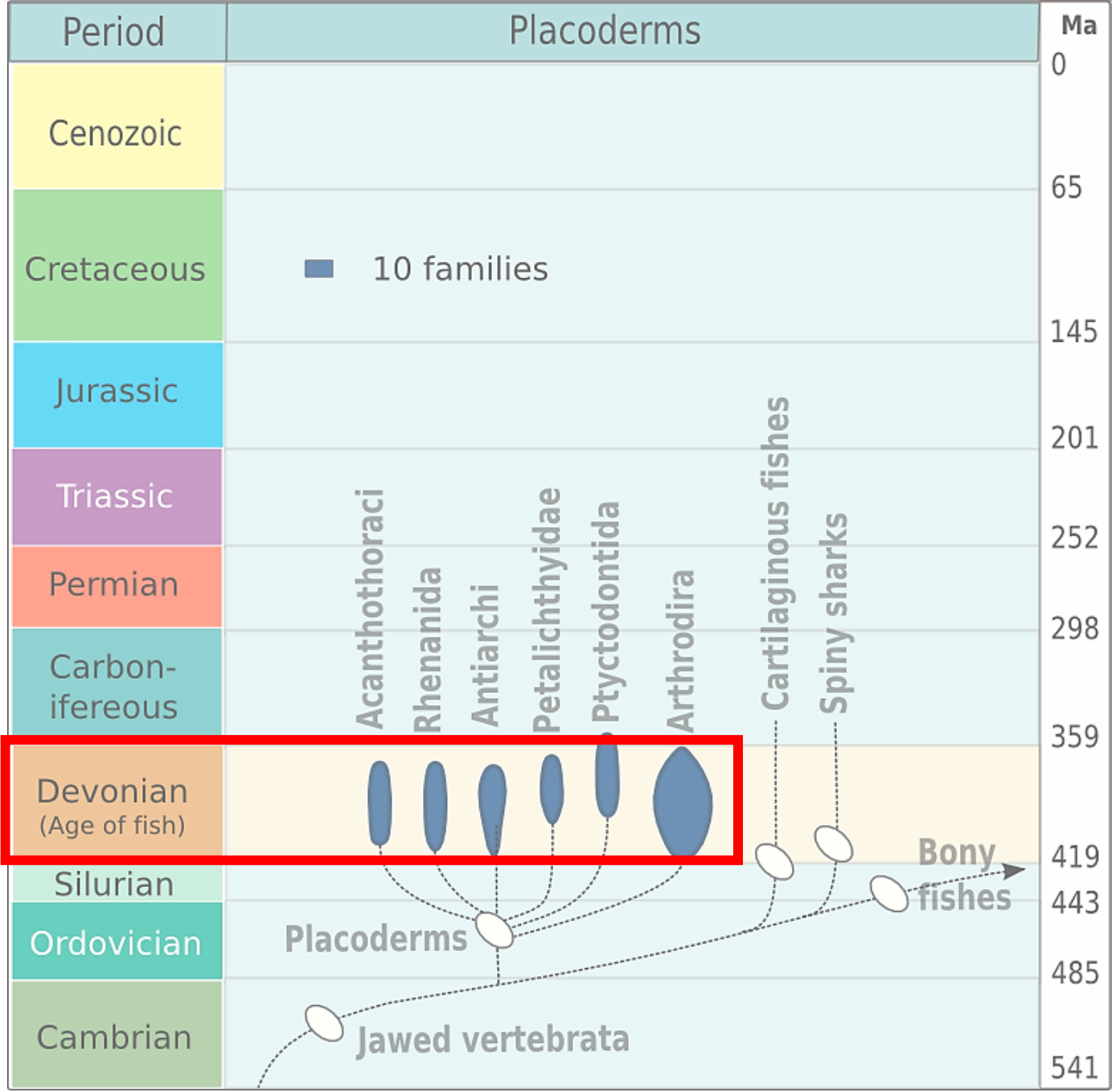
- La maggior parte delle specie bentoniche vanno in declino e molte si estinguono alla fine del Devoniano.
- Conodonti fino al Triassico
- Oggi rimangono solo missine e lamprede



Il Devoniano: l'età dei pesci

Sono presenti 7 ordini di placodermi

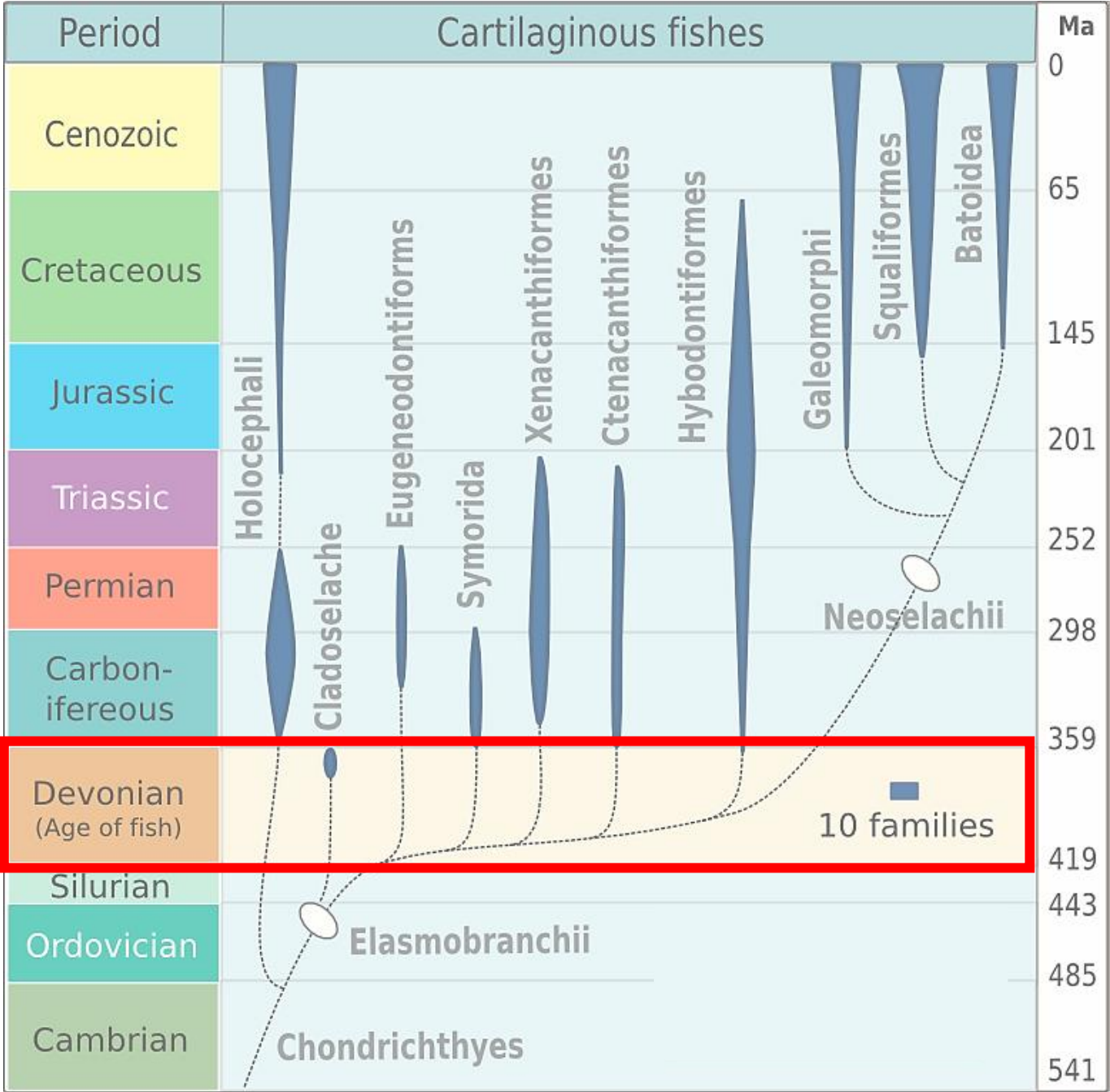
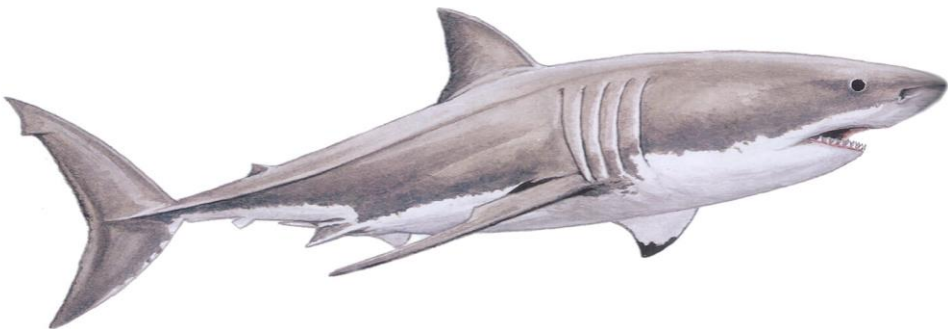
- Sebbene i primi rappresentanti compaiono nel Siluriano, tutti gli ordini subiscono una grande radiazione durante il Devoniano, per poi estinguersi alla fine del periodo.



Il Devoniano: l'età dei pesci

Radiazione dei condroitti (pesci cartilaginei)

- I più antichi fossili sono dell'Ordoviciano.
- Di 8 gruppi presenti nel Devoniano, oggi rimangono solo Holocephali (chimere) e Neoselachii (squali e razze).
- Sebbene la grande radiazione dei Neoselachi avverrà solo nel Mesozoico, durante il Devoniano potrebbe essere apparso l'antenato comune a tutti i neoselachi attuali ed estinti.

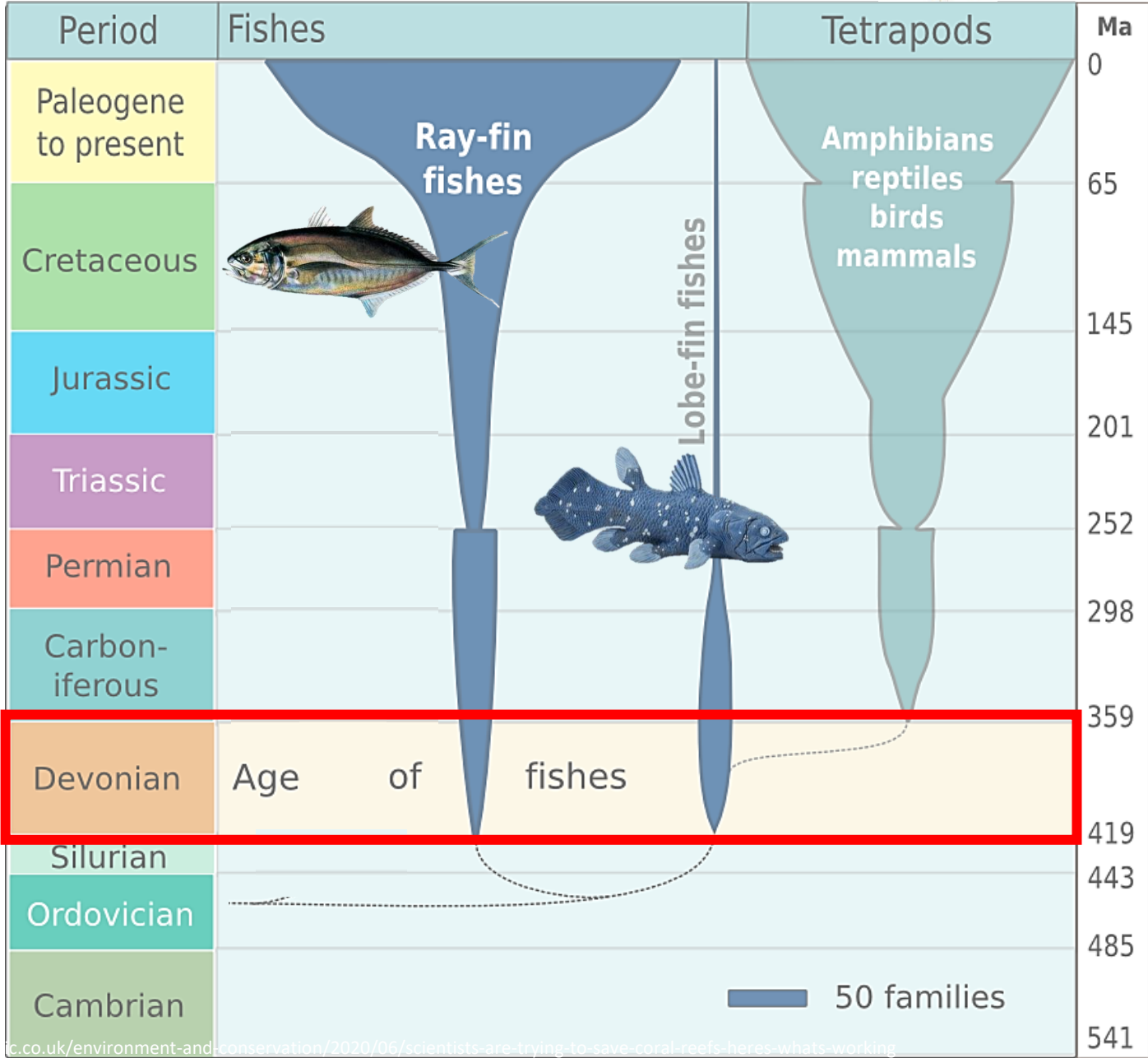


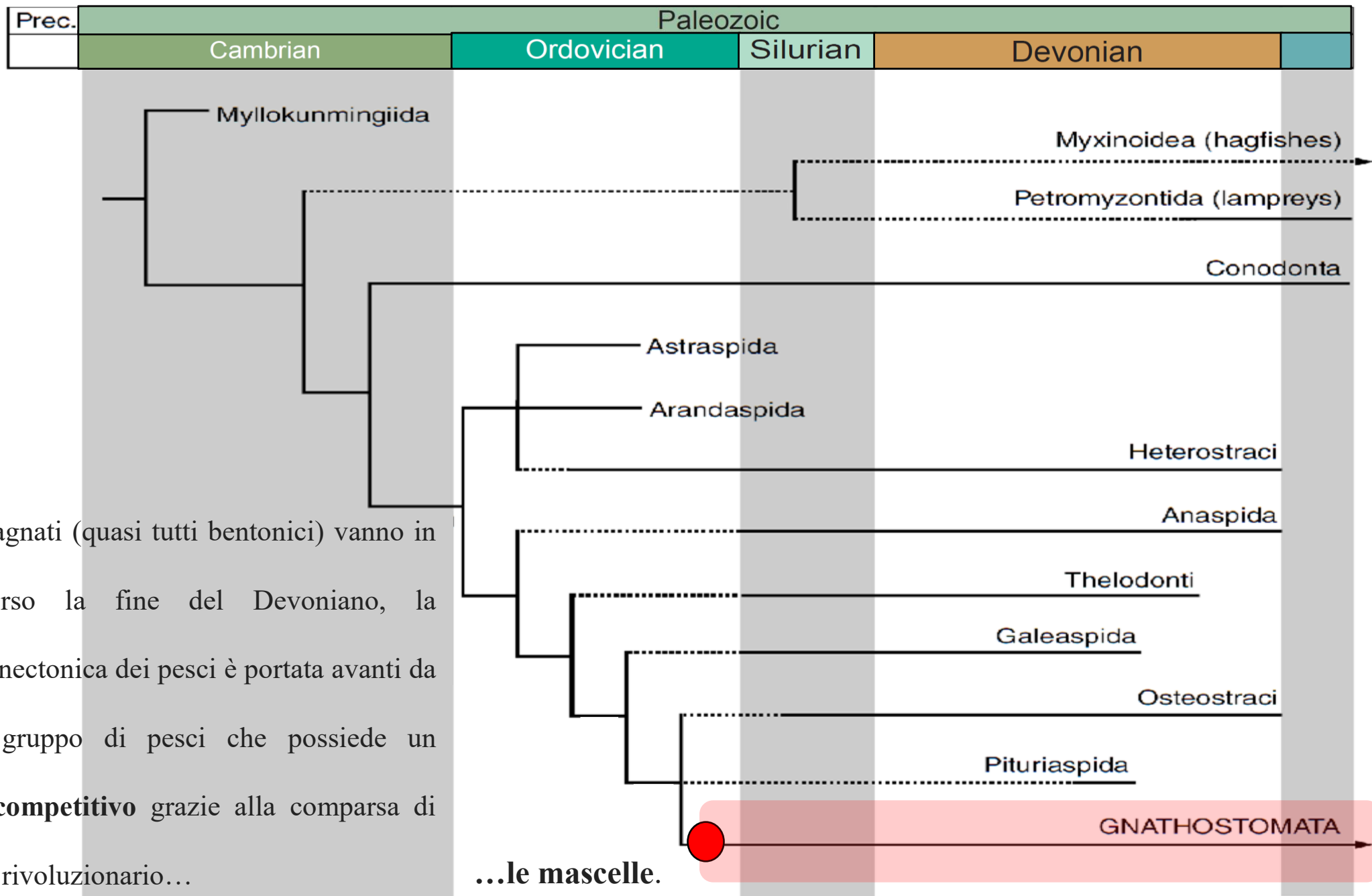
Il Devoniano: l'età dei pesci



Radiazione degli osteitti (pesci ossei)

- I primi **actinopterigi** (i pesci dalle pinne raggiate) compaiono nel record fossile proprio nel Devoniano.
- Sebbene i più antichi fossili di **sarcopterigi** (i pesci dalle pinne lobate) compaiono già nel Siluriano, raggiungono l'acme nel Devoniano.
- Ed è proprio dai sarcopterigi, alla fine del Devoniano, che si origineranno i primi tetrapodi.





Mentre gli agnati (quasi tutti bentonici) vanno in declino verso la fine del Devoniano, la rivoluzione nectonica dei pesci è portata avanti da un nuovo gruppo di pesci che possiede un **vantaggio competitivo** grazie alla comparsa di un carattere rivoluzionario...



6.7.2 L'origine delle mascelle



**...alla prossima
lezione!**